©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Veröffentlichungen des Österreichischen Nationalkomitees für das Internationale Biologische Programm (I. B. P.).

Abteilung: Produktionsbiologie des Festlandes. Arbeitsgruppe des II. Zoologischen Institutes unter Leitung von Professor Dr. WILHELM KÜHNELT.

Nr. 6

Lebensweise und Produktionsbiologie der Schilfgallenfliege Lipara lucens Mg. (Diptera, Chloropidae)

Von WOLFGANG WAITZBAUER

Mit 39 Abbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung der m.-n. Klasse am 12. Juni 1969 von M. W. Kühnelt)

Gliederung

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Einleitung

Die „Schilfzigarren" sind auffallend große Acrocecidien an den Halmen des Schilfes, Phragmites communis Trin., und entstehen durch die Fraßtätigkeit der Larven von Lipara lucens Mg., einer acalyptraten Diptere aus der Familie der Chloropiden oder Halmfliegen.

In der vorliegenden Arbeit wird versucht, einen Beitrag zur Biologie und Sekundärproduktion der Fliegenlarven zu geben, um so mehr, als die wenigen zoologischen Arbeiten meist widersprechende Ergebnisse bringen.

Der erste Teil befaßt sich mit den Wachstumsveränderungen der Schilfhalme infolge der Parasitierung. Morphologie und Anatomie der Gallen werden genau behandelt.

Im zweiten Teil folgt die Beschreibung von Biologie und morphologisch-anatomischen Details von Lipara lucens sowie der Biologie ihrer Parasiten und Gallenmitbewohner. Soweit es möglich war, wurden in diesem Kapitel sämtliche zur Verfügung stehende Literaturquellen ausgeschöpft und die recht verstreuten biologischen Notizen zusammengefaßt. Fehlendes konnte zum Großteil durch eigene Ergebnisse ergänzt werden.

Der dritte und letzte Teil bringt nur eigene Messungen über die Produktionsbiologie der Liparalarven.

Die Arbeit wurde am II. Zoologischen Institut der Universität Wien und im Freiland an der „Biologischen Station Rust" am Neusiedler See in den Jahren 1966—1968 durchgeführt. Herrn Prof. KÜHNELT, Vorstand des II. Zool. Institutes, bin ich für die wohlwollende Unterstützung, Überlassung des Themas und eines Arbeitsplatzes sehr zu Dank verpflichtet. Herrn Dr. NOPP, Assistent am II. Zool. Institut, danke ich besonders für seine ständige Hilfe bei der Durchführung und Ausarbeitung vieler Versuche, die im Rahmen der produktionsbiologischen Untersuchungen notwendig waren. Außerdem danke ich Dr. MÖHN in Stuttgart für die Determination der Cecidomyiiden aus den Lipara-Gallen und den Herren Dr. BOUČEK (Chalcidoidea), Dr. ŠEDIVÝ (Ichneumonidae) und Dr. ČAPEK (Braconidae) in Prag bzw. in Banská Štiavnica (CSSR) für die Bestimmung von parasitischen Hymenopteren. Herrn Dr. PRUS in Warschau und Prof. LARCHER und Dr. MOSER in Innsbruck danke ich sehr für die Ausarbeitung einiger Kalorimeterproben.

 ©Akademie d. Wiss. Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Methode

1. Die Methode zur Ermittlung der Werte über das Höhen- und Dichtenwachstum von Phragmites communis wird im Kapitel „Das Wachstum von Phragmites communis in den Zonen des Ruster Schilfgürtels“ genau erklärt.

2. Um Schlüpfzeit und Geschlechterverhältnis der Fliegen, der jeweiligen Gallenmitbewohner und Parasiten zu erfassen, wurden die Gallen getrennt in Eprouvetten untergebracht, numeriert und in regelmäßigen Zeitabständen kontrolliert.

Liparalarven, die den Gallen entnommen wurden, konnten in mit Filterpapier ausgelegten Petrischalen bei Temperaturen von +5—10° C gut gehalten werden.

3. Die Methodik für verschiedene produktionsbiologische Untersuchungen wird im Abschnitt „Produktionsbiologie von Lipara lucens Mg.“ beschrieben.

Das Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungsfläche liegt ca. 500 Meter nördlich der Stadt Rust am Westufer des Neusiedler Sees im „Ruster Transsekt“ (Abb. 1).

Der Schilfgürtel des Westufers läßt sich in 4 Zonen gliedern, die sich voneinander durch verschiedenen Pflanzenbewuchs und dem jahreszeitlichen Wasserstand unterscheiden.

Der landseitige Randstreifen des Schilfgürtels wurde als die Zone R. I bezeichnet: Sie ist im Untersuchungsgebiet ca. 50 m breit und besteht aus Sumpfwiesen mit größeren Beständen von Carex acutiformis und verschiedenen Binsen; auch Phragmites communis wächst in lockeren Streifen bis zum landseitigen Rand der Uferwiesen.

R. II (50—200 m) ist das Gebiet des „trockenen Rohrwaldes“, da dieser Teil des Schilfgürtels in normalen Jahren ganzjährig trocken liegt. In dieser Zone dominieren die Unterwuchspflanzen, hauptsächlich Binsen und Seggen, wie Carex riparia, Juncus articulatus und Bolboschoenus maritimus, während der Schilfwuchs stellenweise eher schütter und gehemmt ist.

R. III und R. IV entsprechen in ihrem Erscheinungsbild dem Scirpeto-Phragmitetum utriculariosum, welches TÓTH u. SZABÓ (1961) im ungarischen Teil des Neusiedler Sees beschrieben haben. Auffallend ist das Massenvorkommen des Wasserschlauches Utricularia vulgaris. Der Unterwuchs fehlt, dafür sind die meist dichten Schilfbestände sehr kräftig entwickelt. Eine Grenze

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

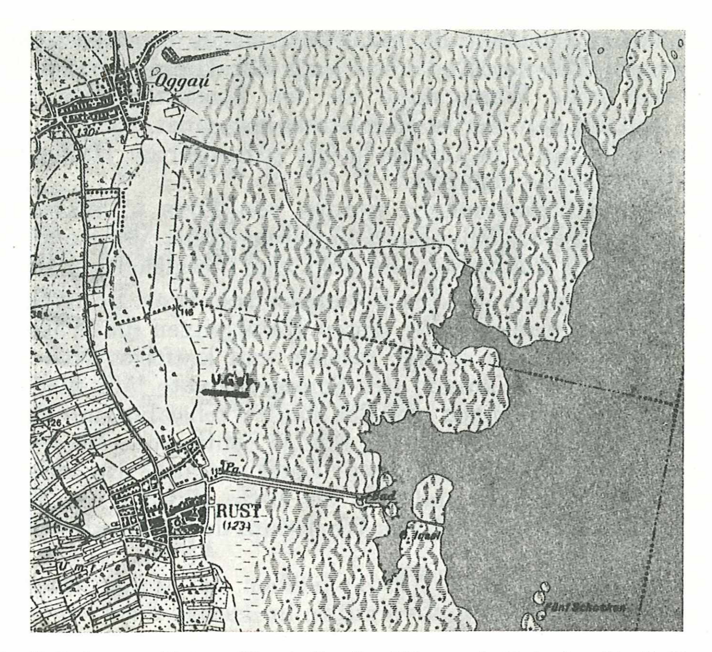


Abb. 1: Teil des westlichen Neusiedler-See-Ufers, nördlich der Stadt Rust das Untersuchungsgebiet (U.-Geb.).

zwischen den beiden Zonen läßt sich anhand der Flora nicht festlegen. R. III liegt allerdings in Jahren mit normalem Wasserstand im Sommer und im Herbst trocken, während R. IV ganzjährig unter Wasser steht („nasser Rohrwald"). Eine genaue Beschreibung des Ruster Schilfgürtels findet sich bei IMHOF (1966).

I. Halm- und Gallenwachstum, Gallenmorphologie

Das Wachstum von Phragmites communis in den Zonen des Ruster Schilfgürtels

Methode:

Entlang des Holzsteges im „Ruster Transsekt" wurde im Jahre 1967 eine Serie von 38 Versuchsquadraten à 4 m² auf einer Länge von 300 m aufgestellt. Die Quadrate 1—6 standen in der Zone R. I, 7—30 in R. II, 31—38 in R. III.

Am 17. Mai, 8. Juni und 15. Dezember wurde jeweils ein Zensus der Schilfhöhe und der Halmzahl durchgeführt. Die Zahl der Schilfhalme wurde immer durch Auszählen der gesamten

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Quadratflächen ermittelt, die Schilfhöhe wurde vom Wasserspiegel an gemessen. Bei der Endauswertung der Halmhöhe wurde der verschieden hohe Wasserstand an den Zensusterminen berücksichtigt und auf den Herbst-Pegelstand berechnet.

Die Höhe der von Lipara lucens parasitierten Halme wurde bis zur Gallenspitze gemessen.

Weitere Schilfmessungen wurden von TÓTH u. SZABÓ (1961) am ungarischen Neusiedler-See-Teil durchgeführt, ebenso auch von TÓTH (1960) am Plattensee und sind zum Vergleich gut geeignet.

1. Das Wachstum des normalwüchsigen Schilfes:

Mitte April erreichen die ersten Halmspitzen die Wasseroberfläche. Bis Mitte Juni erfolgt rasches und kräftiges Höhen- und Dichtenwachstum. Während der Sommermonate läßt die Wachstumsgeschwindigkeit nach und das Schilf wächst bis zum Ende der Vegetationsperiode nur mehr um wenige Zentimeter. Die untersten Blätter verwelken bereits gegen Ende August. Im September beginnt die Schilfblüte und hält bis Mitte Oktober an. Mit dem Ende der Blütezeit ist auch das Wachstum der Halme beendet und sie vertrocknen.

Nach TÓTH u. SZABÓ (1961) bleiben die Halme im tieferen Wasser länger in Blüte und vergilben im Herbst auch später.

2. Das Wachstum der von Lipara lucens befallenen Halme:

a) Wachstum der Halme und Morphologie der Galle

Der Befall der Schilfstengel erfolgt von Junibeginn bis Monatsmitte, besonders stark in den Randzonen des Schilfgürtels R. I und R. II, die entweder niemals oder nur periodisch unter Wasser stehen (Tab. 1). Als Grund für die Befallsdichte gibt MOOK (1967) den basalen Halmdurchmesser an (siehe Kapitel ,,Eiablage").

Schon 10 Tage nachdem die Larven geschlüpft sind, ist am parasitierten Halm eine Veränderung bemerkbar, da das jüngste Blatt durch eine gehemmte Streckung der obersten Internodien in der Scheide des nächstälteren stecken bleibt. Diese Wuchshemmung verhindert auch eine Blütenbildung. Das Längen-

Tab. 1. Durchschnittliche Zahl der von Lipara lucens parasitierten Schilfhalme/m² in den Probequadraten des ,,Ruster Transsektes".

Halmzahl	3	1	0	0
Quadrate	1—6	7—30	31—38	—
Zone	R. I	R. II	R. III	R. IV
Meter	0—50	50—230	230—ca. 2000	

Tab. 2. Durchschnittliche Höhe von normalwüchsigem und von Lipara lucens parasitiertem Schilf im Ruster Schilfgürtel.

Zensus	8. Juni 1967				Herbst 1967			
Zone	R. I	R. II	R. III	R. IV	R. I	R. II	R. III	R. IV
normalwüchsiges Schilf (Höhe in cm)	117 σ ± 22,4	160 ± 33, 5	215 ± 18,2	191	129 σ ± 59,0	166 ± 63,2	218 ± 49,0	215
parasitiertes Schilf (Höhe in cm)	—	—	—	—	90 σ ± 50,5	95 ± 49,2	—	—
Wassertiefe in cm	0	0—30	30—55	55—120	0	0—25	25—50	50—110

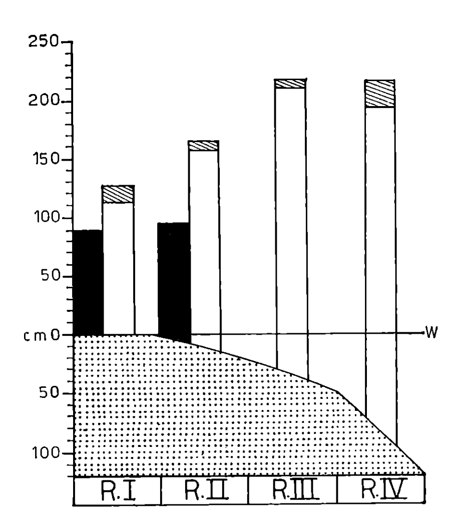


Abb. 2: Durchschnittliche Höhe von normalwüchsigem und von Lipara lucens parasitiertem Schilf im Ruster Schilfgürtel.

Schwarze Säulen: durch Lipara parasitiertes Schilf, Höhe am Ende der Vegetationsperiode.

Weiße Säulen: Schilfhöhe bis 8. Juni (in R. I, II, III) bzw. bis Mitte August (R. IV).

Schraffierte Säulen: Zuwachsrate bis zum Ende der Vegetationsperiode. W: Wasserspiegel.

Ordinate: Höhe in cm; Abszisse: Zonen des Ruster Schilfgürtels.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

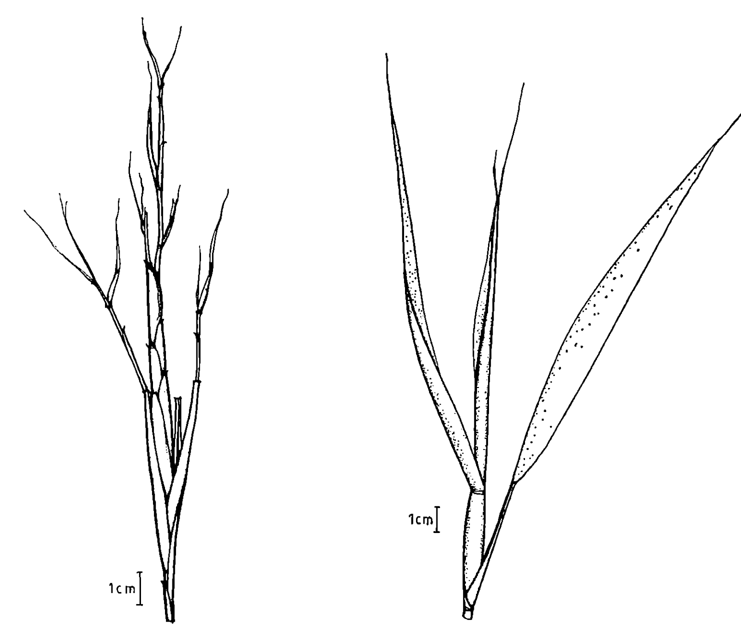


Abb. 3: Einjährige Galle von Lipara lucens mit sekundär ausgebildeten Seitentrieben.

Abb. 4: Frühe Galle von Lipara l.; Gebiet um den Vegetationskegel bereits verdickt. (22. 6. 1967).

wachstum der Halme ist mit Beginn der Gallenbildung abgeschlossen, lediglich die Internodien dicht unter dem Vegetationskegel strecken sich noch um 0,5—0,8 cm (Tab. 2, Abb. 2).

Stirbt die Fliegenlarve jedoch frühzeitig und ist der Vegetationskegel noch nicht zerfressen oder bohrt sie sich seitlich davon einen Fraßgang in die darunterliegenden Internodien (in 3 Fällen beobachtet), so bleibt die Halmspitze im Stadium der frühen Gallenentwicklung stehen. Der Vegetationskegel oder die Internodien darunter treiben dann meist recht dünne und verkümmerte Seitentriebe aus, deren Zahl zwischen 2—17 liegt (Abb. 3). Diese Sekundärtriebe sind in wenigen Fällen sogar blühfähig. Das Höhenwachstum solcher Stengel ist zwar nicht unterdrückt, doch liegt ihre durchschnittliche Höhe nur knapp über der Metermarke.

Bei normaler Gallenentwicklung verdicken sich schon 10 Tage nach dem Befall die Internodien unter dem Vegetationskegel infolge starken Mark- und Parenchymwachstums (Abb. 4).

Zwischen Mitte und Ende Juli hat die Galle ihre volle Größe erreicht, die äußersten Blätter verwelken, rollen sich ein und liegen

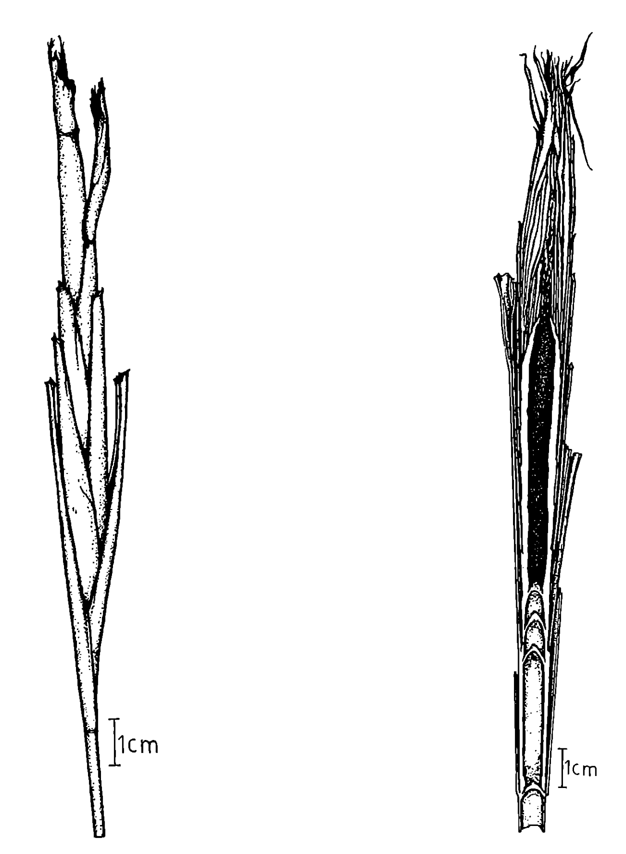


Abb. 5: Fertige Galle von Lipara lucens.

Abb. 6: Fertige Galle von Lipara lucens längs.

fest an der Galle an, die Blätter im Inneren der Galle faulen an ihrer Basis ab.

Mitte September ist die ganze Galle braun und dürr geworden und die Spreiten der äußersten Blätter fallen ab (Abb. 5 und 6).

Die Gallen sind im fertigen Zustand 14—16 cm lang und im Herbst 2,5—3,5 g schwer. Die Gallengröße ist nicht willkürlich, sondern steht zur Länge und Dicke der Schilfhalme in einem bestimmten Verhältnis (Abb. 7).

Im Winter verlieren die Gallen sämtliche abstehende Blattspreiten und Scheiden, weshalb sie ihrer Form wegen auch als „Schilfzigarren“ bezeichnet werden (Abb. 8).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

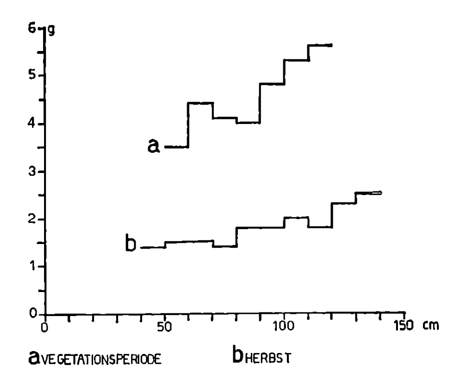


Abb. 7: Verhältnis von Gallengröße (Ordinate) und Halmlänge (Abszisse).

b) Innere pathologische Veränderungen der Lipara-Gallen

Parallel zu den äußeren Veränderungen der befallenen Halme gehen solche auch im Pflanzeninneren vor sich. Fraßtätigkeit und Abscheidungen des Parasiten werden oft als maßgebende Faktoren für eine so abnorme Veränderung der Pflanze und Fortentwicklung zur Galle angeführt, sind jedoch noch keineswegs genau analysiert.

Das krankhafte Wachstum des pflanzlichen Gewebes wird hauptsächlich durch Zellhypertrophismus und Zellvergrößerungen unter dem Einfluß des Parasiten verursacht. Eigentliche Neubildungen entstehen dabei aber nicht, abgesehen von den für Gallen typischen Erinealhaaren (MANI 1964).

REYNVAAN+DOCTERS VAN LEEUWEN (1906) haben in einer kurzen Arbeit die Anatomie der Lipara-Gallen beschrieben. Nach ihren Beobachtungen an jungen Gallen sind Mark und Parenchym unterhalb des Vegetationskegels bereits vor Mitte Juni sehr dick geworden, d. h. die Zellen haben sich stark vergrößert und abgerundet. In normal ausgebildeten Internodien hingegen liegt das Mark nur als dünnes Häutchen am Innenrand des Parenchyms an.

Nur bei frühen Gallen sind die Nodien noch zu erkennen, allerdings nur jene, die weiter unter dem Vegetationskegel liegen. Bei ausgewachsenen Gallen sind sie weitgehend verwischt, bedingt durch die starke Stauchung der Internodien während der Wachstumsperiode. An diesen Nodien fehlen auch die üblichen Septenbildungen.

Bei ausgewachsenen Gallen verändert sich das Rindenparenchym des Stengels im Bereich der gestauchten Internodien und wird zu einem Steinzellengewebe („Holzteil") (Abb. 9).

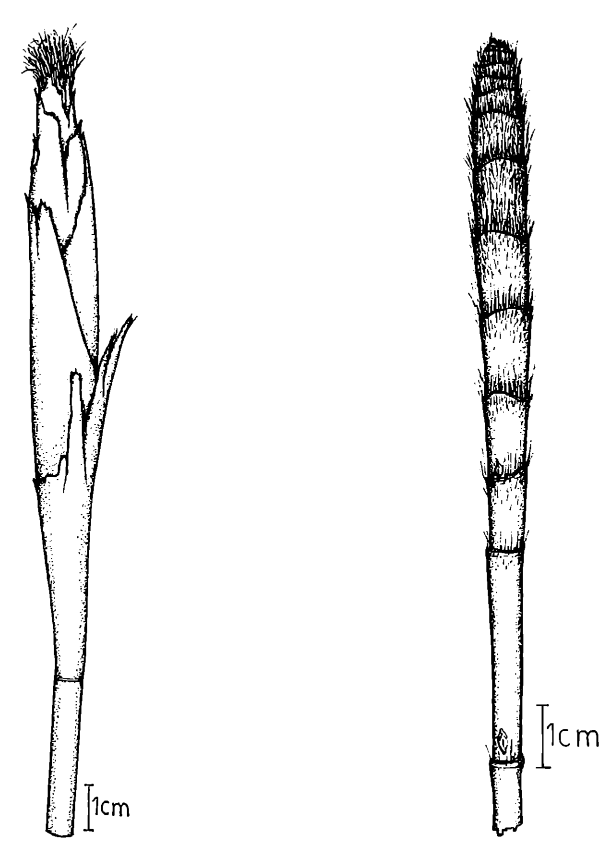


Abb. 8: Zweijährige Galle von Lipara lucens.

Abb. 9: Holzteil einer Lipara-Galle, Hüllblätter entfernt.

An einem Querschnitt durch den unteren Gallenteil läßt sich der Aufbau dieser Acrocecidie gut erkennen (Abb. 10).

Auf die Epidermis folgt ein Bastfaserring (Bf.). An dessen Innenrand liegt der sehr breite Parenchymteil mit den Gefäßbünden (Pa.). Die Wände der Parenchymzellen setzen an der Innenseite Holz ab. Die Zellen zeigen Tüpfel und Porenkanäle und ähneln dadurch den Steinzellen. Die Holzablagerung ist so stark, daß das Zellumen am Ende der Vegetationsperiode fast vollständig verschwunden ist. Einzelne Parenchymzellgruppen aber behalten ihre dünnen Wände, die später zerfallen und in der Stengelwand längsverlaufende Lufträume bilden. Um den Fraßgang der Larve

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

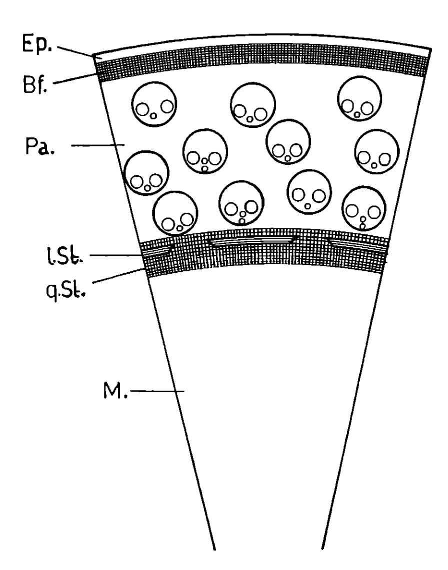


Abb. 10: Schematischer Querschnitt durch eine reife Galle (nach REIJNVAAN und VAN LEEUWEN, 1906).
Ep. = Epidermis
Bf. = Bastfaserring
Pa. = Parenchym
l. St. = äußeres Steinzellenband
q. St. = inneres Steinzellenband
M. = Markstrang

(entspricht in normalen Stengelpartien der zentralen Markhöhle) hat sich noch ein Steinzellenband entwickelt, dessen Zellen durch starke Holzbildung ebenfalls ihr Lumen verlieren. Die Zellen sind 5—6eckig und 3—4mal so lang wie breit.

Dieses Steinzellenband hat 2 verschiedene Typen von Zellgruppen:

1. Das innere Band: Die Zellen sind parallel zur Längsachse des Stengels angeordnet (l. St.).

2. Das äußere Band: die Zellen stehen waagrecht zur Längsachse des Stengels (qu. St.).

Das Zentrum der Galle ist von einem Markstrang (M.) erfüllt, der die Nahrung der Fliegenlarve darstellt, sobald sie den Vegetationskegel durchfressen hat.

Der hypodermale Bastfaserring ist schon gegen Junimitte ausgebildet, während das zentralgelegene Steinzellenband erst zu

Anfang August entsteht und Ende August am stärksten verholzt ist.

Zusammenfassung der charakteristischen Merkmale der von Lipara lucens befallenen Schilfhalme

1. Erste Anzeichen der Parasitierung: Wachstumsstopp der jüngsten Blätter (durchschnittlich im ersten Junidrittel).
2. Durch den Befall wird der Vegetationskegel zerstört, weshalb ein weiteres Längenwachstum des Halmes verhindert wird.
3. Starke Verdickung der 10—15 Internodien unter dem Vegetationskegel infolge krankhaft verstärkten Parenchym- und Markwachstums sowie Zellvergrößerungen.
4. In den verdickten Internodien keine Septenbildung, sondern durchgehender Markstrang.
5. Ab August starke Verholzung der Internodien durch Bildung zahlreicher Steinzellen.
6. Die an der Galle anliegenden Blätter haben kurze Spreiten und breite Blattscheiden, wodurch sie sich von normalen Blättern deutlich unterscheiden.
7. Die parasitierten Halme blühen nicht.
8. Der Befall ist in den Uferzonen des Ruster Schilfgürtels stark, in den seewärts gelegenen Gebieten dagegen sehr minimal.

II. Biologie und Morphologie von Lipara lucens Meig. Biologie der Parasiten und Galleninquilinen

Familiencharakterisierung der Chloropiden

Diese acalyptrate Dipterenfamilie ist mit vielen Arten fast über sämtliche Regionen der Erde verbreitet. Die meisten Arten leben während des Larvenstadiums als phytophage Minierer in den Stengeln von Gramineen. Einige unter ihnen sind große Getreideschädlinge, wie z. B. die Fritfliege Oscinella frit L. sowie die meisten Arten der Gattungen Chlorops Mg. und Meromyza Mg. (Frew, 1923). Calamoncosis minima Strobl, oft als Lipara rufitarsis Loew. bezeichnet, erzeugt an den jungen Halmen des Schilfes, Phragmites communis Trin. kleine Acrocecidien (Giraud, 1863, Wagner, 1907, Brauer, 1910). Besonders auffällig aber sind die Wipfelgallen an Schilfstengeln, die von den Vertretern der Gattung Lipara Mg., nämlich Lipara similis Schin. und Lipara lucens Mg. verursacht werden. Die Gallen der letztgenannten Art erreichen oft ansehnliche Größe.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Verbreitung von Lipara lucens MG.

Duda (1933) gibt die Art für Mittel- und Südeuropa an. Von Theowald (1961) und Mook (1967) wird sie aus Holland und von Winter (1864/65) und Blair (1932) auch aus Großbritannien beschrieben.

Man findet ihre Gallen überall dort wo Schilf wächst, am Rande von Gewässern, auf sumpfigen Wiesen; allerdings ist die Fliege nur lokal häufig.

Die Biologie von Lipara lucens MG.

a) Die Imagines:

Die Fliegen schlüpfen im Freiland zwischen Mitte und Ende Mai, unter Laborbedingungen schon im März.

Nach Blair (1932) erscheinen die Tiere erst im Juni. Die Lebensdauer beträgt 2—3 Wochen. Über ihre Lebensgewohnheiten ist nur wenig bekannt. Trotz ihrer Häufigkeit findet man sie im Freiland nur sehr selten.

Nach Mook (1967) fliegen sie in den heißen Mittagsstunden, Giraud (1863) hingegen vermutet, daß die Fliegen nur dämmerungsaktiv sind. Laborversuche zeigen jedenfalls, daß sie direkte Beleuchtung meiden und meist an der Licht-Schatten-Grenze sitzen. Die Tiere sind keine guten Flieger, ihr Flug ist schwerfällig und reicht nur für kurze Strecken von wenigen Metern. Wahrscheinlich trägt auch die geringe Flugaktivität dazu bei, daß jedes Weibchen die Eier auf einer Fläche von nur wenigen Quadratmetern ablegt.

b) Eiablage:

Schon wenige Stunden nach dem Schlüpfen kann die Kopulation erfolgen. Die weiblichen Ovare enthalten zwischen 80 und

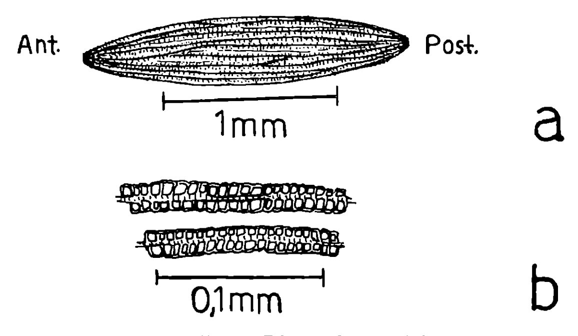


Abb. 11: a) Ei von Lipara lucens Mg.
b) Oberflächenstruktur.

90 Eiern. Diese sind 1,5 mm lang, hellbraun, spindelförmig und fein gitterförmig gezeichnet. Das Vorderende ist spitz zulaufend, das Hinterende mehr abgerundet (Abb. 11).

Nach Reynvaan und Docters van Leeuwen (1906) erfolgt die Eiablage bereits einen Tag nach der Kopula. Gezielt belegen die ♀♀ nur Halme bestimmter Höhen und Durchmesser mit Eiern. Auch von der Chloropide Oscinella frit L. ist übrigens bekannt, daß der Entwicklungszustand der Pflanzen für die Eiablage ausschlaggebend ist (Meyer, 1924).

Tab. 3. Bevorzugung bestimmter Halmhöhen und -durchmesser bei der Eiablage von Lipara lucens, untersucht an 1000 Schilfhalmen in den Zonen R. I und R. II.

Halmhöhe in cm	befallene Halme	%	basaler Halmdurchmesser in mm
0—30	0	0	
30—40	3	0,3	1,5—2,2
40—50	18	1,8	
50—60	60	6,0	2,2—2,8
60—70	135	13,5	2,8—3,2
70—80	167	16,7	3,2—3,5
80—90	170	17,0	3,5—4,0
90—100	182	18,2	4,0—4,5
100—110	125	12,5	4,5—4,9
110—120	90	9,0	
120—130	30	3,0	4,9—5,5
130—140	20	2,0	
140—150	0	0	> 5,5

Schilfhöhe:

Die Untersuchung der parasitierten Stengel in den Zonen R. I und R. II ergab, daß das Befallsmaximum in einer Höhe von 75—100 cm erfolgt (Tab. 3 und Abb. 12). In diesen Zonen ist der Wasserstand gering oder fehlt überhaupt, wie in R. I, weshalb die Jungpflanzen unter suboptimalen Bedingungen heranwachsen. Das Schilfwachstum ist in Ufernähe nicht nur langsamer, sondern beginnt auch später als in den seewärts gelegenen Zonen R. III und R. IV mit hohem Wasserstand. Während der Flugperiode von Lipara, ca. gegen Ende Mai, haben 60% aller Halme in R. I Höhen zwischen 60—100 cm, in R. II 38%, in R. III nur mehr 1,5% und in R. IV 0%. Somit ist auch der starke Befall in den Randzonen leicht erklärbar.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

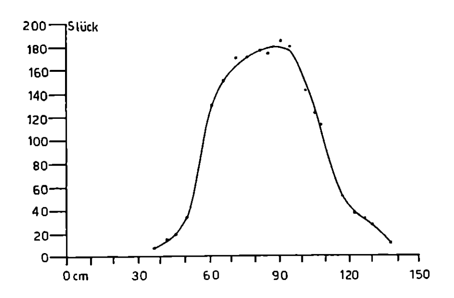


Abb. 12: Bevorzugung bestimmter Schilfhöhen zur Eiablage durch die Weibchen von Lipara lucens.
Ordinate: Zahl der untersuchten Halme, Abszisse: Halmhöhe in cm.

Halmdurchmesser:

Mook (1967) hat in seinen Untersuchungen festgestellt, daß der Halmdurchmesser für die parasitierten Schilfstengel kennzeichnend ist, da die meisten Halme mit Gallen ungefähr gleich große Durchmesser haben. Als Maßstab nimmt Mook nur den basalen Durchmesser, weil dieser während der Vegetationsperiode nahezu unverändert bleibt. Auffallend ist, daß die Fliegenweibchen nicht nur dünnere Halme (Durchschnittsdicke 2,5—2,9 mm) bevorzugen, sondern auch auf diese 8mal so viel Eier legen wie auf dickere (Durchschnittsdicke 4,5—4,9 mm).

Ähnlich sind auch die Verhältnisse im Ruster Schilfgürtel, allerdings hat die Hauptmasse des befallenen Schilfes hier bedeutend größeren Durchmesser. Bei rund 50% aller parasitierten Halme beträgt der mittlere Durchmesser ca. 3,8 mm (Standardabweichung $\sigma = \pm 0{,}2$ mm).

Die relativ großen Unterschiede für die Werte der bevorzugten Halmdurchmesser (Ruster Schilfgürtel ca. 3,8 mm und Oostelijk Flevoland [Ijsselmeer], Holland, 2,5—2,9 mm) beruhen möglicherweise auf der verschiedenen Schilfqualität oder Wuchsform beider Standorte. Die Richtigkeit der eigenen Messungen ist durch die Übereinstimmung zwischen Durchmesser und Länge der Stengel bewiesen (Tab. 3).

Leider hat Mook nur mit dem Durchmesser gearbeitet. Angaben über die Höhe wären im Sinne einer Vergleichsmöglichkeit wünschenswert.

Die Weibchen von Lipara lucens können also die Durchmesser der Halme (vielleicht auch die Höhe) abschätzen, möglicherweise durch Abtasten mit den Vorderbeinen. Auch von anderen Insekten ist ähnliches bekannt. Die Hymenoptere Trichogramma embryo-

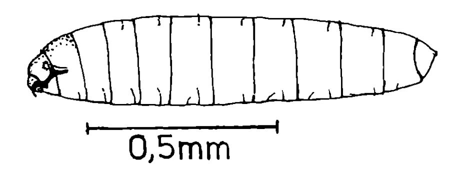


Abb. 13: Larve von Lipara lucens Mg., I. Stadium.

phagum Htg. (Chalcidoidea) mißt die Größe von Lepidoptereneiern, wenn sie darauf herumgeht und legt in sie eine Anzahl von Eiern, die zur Größe der Wirtseier in einem bestimmten Verhältnis steht (Klomp u. Teerink, 1962). Die Kirschfliege Rhagoletis cerasi L. befällt keine Früchte unter 4 mm und über 6 mm Durchmesser (Wiessmann, 1937) und die Olivenfliege Dacus olae Gmelin bevorzugt Früchte mit einem Durchmesser von 10—13 mm Durchmesser zur Eiablage (Feron, 1962).

Jedes Weibchen legt auf die geeigneten Halme mehrere Eier, durchschnittlich 2 pro Halm (Durchmesser ca. 2,5—3,5 mm). Die Eier werden an die Blätter und Stengel angeheftet, allerdings nur nahe der Halmspitze. Nahezu 82% aller Eier werden innerhalb 20 cm unter der Spitze abgelegt (Mook, 1967). Nach Ruppolt (1956) erfolgt die Eiablage immer an der Südseite der Pflanzen.

c) Das erste Larvenstadium: (Abb. 13)

Die Larven schlüpfen im Freien nach 8—9 Tagen, meist in den frühen Morgenstunden (Mook, 1967).

Nun kriechen die Larven bis zur Stengelspitze hoch, bohren in die noch zusammengerollten jungen Blätter ein Loch (Reynvaan u. Docters van Leeuwen [1906]) und fressen in der Mitte dieser eingerollten Blätter einen senkrechten Gang zum Vegetationskegel. Die Nahrung besteht aus den jüngsten und besonders saftigen Blattspreiten.

14 Tage nach dem Schlüpfen ist das erste Larvenstadium beendet. Durchschnittlich dauert es von Junibeginn bis ca. 20. des Monats. Zu diesem Zeitpunkt befinden sich die häutungsreifen Larven bereits knapp über dem Vegetationskegel. Da alle im Untersuchungsgebiet gesammelten, parasitierten Halme am Ende des ersten Stadiums noch unverletzte Vegetationsspitzen hatten, ist mit Sicherheit anzunehmen, daß diese erst im 2. Larvalstadium zerstört werden, wodurch die Gallenentwicklung intensiviert wird.

d) Das zweite Larvenstadium:

Mit Beginn des II. Stadiums fressen die Larven — nach Zerstörung des Vegetationskegels — einen senkrechten Gang in das

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

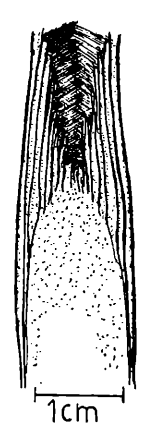


Abb. 14: Frische Galle von Lipara lucens Mg., Vegetationskegel angefressen, darunterliegender Parenchymraum noch unverletzt. Längsschnitt, Vergr. 3fach.

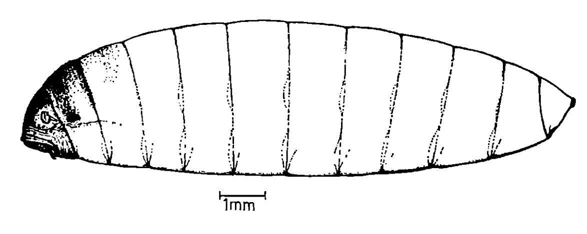


Abb. 15: Weibl. Larve von Lipara lucens Mg., III. Stadium.

stark entwickelte Parenchym der gestauchten Internodien (=späterer „Holzteil") (Abb. 14).

Nach den Beobachtungen von RUPPOLT (1956) fressen die Larven bis zum dritten Stadium oberhalb des Vegetationskegels. Im Untersuchungsgebiet durchgeführte Aufsammlungen zeigten jedoch, daß sich 95% aller II. Stadien bereits 2—3 cm unter der Wachstumsspitze befanden.

Das II. Stadium hat eine annähernde Dauer von 5 Wochen und endet im ersten Augustdrittel. Diese Zeitangaben sind Durchschnittswerte und wurden aus 150—200 Tieren ermittelt. Bereits vor der letzten Häutung, ungefähr zu Augustbeginn, kann man die Larven nach Größen- und Gewichtsklassen deutlich in die späteren Männchen und Weibchen trennen (siehe auch Kapitel „Produktion").

e) Das dritte Larvenstadium: (Abb. 15)

Fraßperiode:

Sie ist mit Septembermitte beendet. Die Länge des Fraßganges beträgt zu dieser Zeit 3,5—4 cm und reicht vom ehemaligen Vegetationskegel bis zum Septum des letzten, noch normal ausgebildeten Internodiums (Abb. 6).

Diapause:

Sie ist die inaktive Ruheperiode des letzten Larvenstadiums und dauert von September bis Ende Februar des folgenden Jahres. Somit beträgt die Gesamtdauer des III. Stadiums ca. 6 Monate. Lipara lucens hat also, wie viele andere Dipteren, eine Larvendiapause. Zu Beginn der Winterruhe drehen sich die erwachsenen

Larven im Fraßgang um 180° und liegen dann mit dem Kopf nach oben am Grunde des Fraßganges. Haben sich die Tiere gewendet, so nehmen sie keine Nahrung mehr auf, obwohl es in Laborversuchen möglich ist, diese Larven durch starke Temperaturerhöhung gelegentlich zum Fressen zu bringen. Solche Störungen bewirken allerdings eine Verzögerung der Verpuppung.

f) Verpuppung, Puppenruhe und Schlüpfen:

Das erste, äußerlich erkennbare Merkmal des Verpuppungsbeginnes ist eine zunehmend intensive gelbbraune Färbung und Verhärtung der Cuticula, verbunden mit starker Körperschrumpfung und Gewichtsabnahme. Das Puparium ist nach 10—14 Tagen fertig ausgebildet (vor Ende Februar), dunkelbraun gefärbt, mit artencharakteristischen Falten an den Grenzen der einzelnen Körpersegmente (Abb. 16).

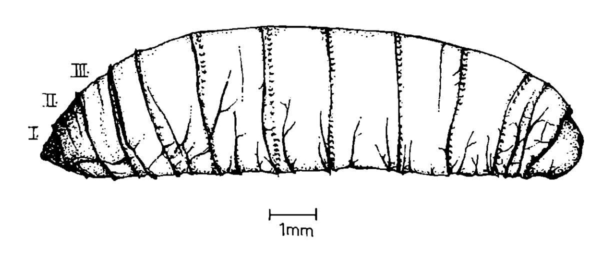


Abb. 16: Puparium von Lipara lucens Mg.

Die Puppenruhe dauert bis Mitte Mai. Zum Beginn des Monats sind die Augenpigmente ausgebildet, in der ersten Maiwoche die Körperpigmente, Behaarung und Flügel.

Beim Schlüpfen platzt das Puparium auf der Kopfseite an präformierten Bruchstellen mit einem Querriß auf, nach einer Stunde hat sich die Imago ganz aus dem Puppentönnchen befreit und klettert im Fraßgang empor ins Freie. Nach 10—12 Stunden sind die Tiere ausgefärbt.

Untersuchungen im Labor und im Freiland zeigten übereinstimmend, daß die Weibchen immer 2—3 Tage früher schlüpften als die Männchen. Bei anderen Insekten verhält es sich meist umgekehrt. Die Gründe dafür sind insofern unklar, da die Ovarien bereits bei frisch geschlüpften Weibchen reif sind und die Tiere sofort nach dem Schlüpfen kopulieren können. Das wirkliche Geschlechterverhältnis beträgt ♂ : ♀ = 1 : 1.

©Akademie d. Wiss. Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Notizen zur Morphologie und Anatomie von Lipara lucens

a) Das Mundfeld des III. Stadiums (Abb. 17):

Im Bereich der Mundöffnung befindet sich bei den meisten cyclorrhaphen Dipterenlarven ein recht kompliziert gebautes System von „Speichelkanälen", die bei einigen Familien, z. B. den Chloropiden, auch ein äußerlich sichtbares, weitverzweigtes Netzwerk aus Chitinleisten und Dörnchenreihen bilden (HENNIG, 1952). Die Ausbildung dieser „Gesichtsmaske" ist artspezifisch und daher für die Bestimmung vieler brachycerer Dipterenlarven wichtig. In einigen Fällen lassen sich dadurch auch die einzelnen Larvenstadien voneinander trennen.

Leider berücksichtigen nur wenige Autoren die Form der „Gesichtsmaske" als Bestimmungsmerkmal, Zeichnungen sind selten und dann oft ungenau.

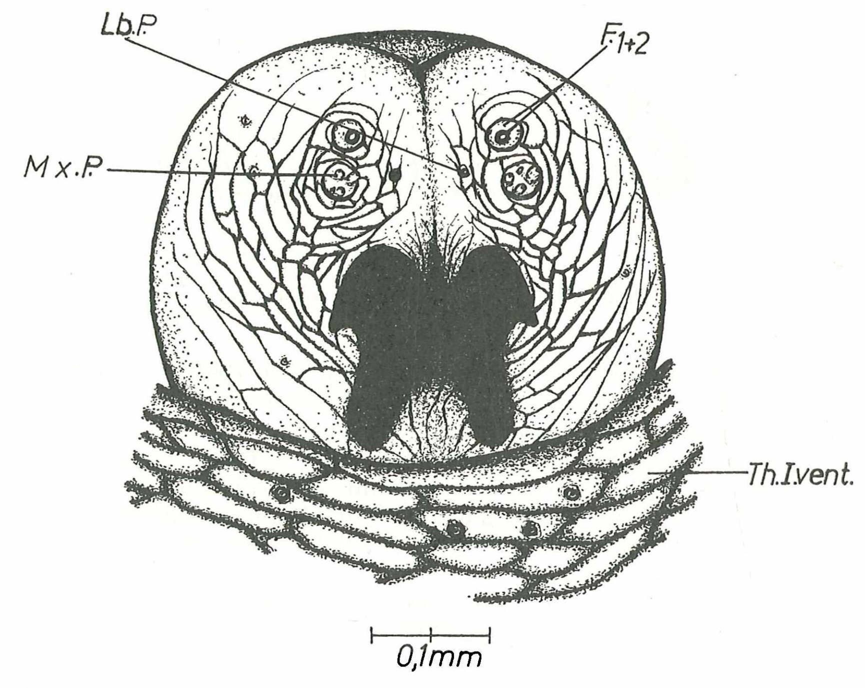


Abb. 17: Gesichtsmaske von Lipara lucens Mg., III. Stadium; F. 1 + 2 = Fühlerglieder 1 und 2; Lb. P. = Labialpalpus; Mx. P. = Maxillarpalpus; Th. I. vent. = ventraler Dörnchengürtel des Thorakalsegmentes I.

Bei RUPPOLT (1956) sind die „Gesichtsmasken" des ersten und zweiten Larvenstadiums von Lipara lucens beschrieben und abgebildet, in BACHALOWSKY und MESNIL (1935) die des III. Stadiums, allerdings ziemlich oberflächlich.

Das III. Stadium wird im folgenden Abschnitt erstmalig beschrieben:

Die Chitinfalten sind um die Mundhaken sehr engmaschig angeordnet, an den Lateralseiten des „Kopfsegmentes" dagegen weit auseinandergezogen und nur noch schwach erkennbar. Über den Mundhaken liegt der Antennomaxillarkomplex. Er umfaßt ein Paar „Fühler" und „Maxillarpalpen". Morphogenetische Untersuchungen werden zeigen, ob diese Organe tatsächlich den Antennen und Maxillartastern der Imagines entsprechen, oder nur kräftig ausgebildete akzessorische Sinnesorgane sind.

Jeder „Maxillarpalpus" trägt 3—4 Sinnespapillen, die auf einer scheibenförmigen Basalplatte stehen.

Die „Fühler" sind 2gliedrig. Das zweite Glied ist im ersten fast ganz versenkt und daher nur schwer sichtbar (Abbildung bei BRAUER, 1883).

Nach WANDOLLECK (1898) sind die Fühlerglieder nicht ausstülpbar und haben wahrscheinlich Tastfunktion, während die „Maxillarpalpen" Geruchsorgane sind. BOLWIG (1946) hält auch die „Fühler" für olfaktorische Sinnesorgane. Neben der medianen, dorsoventral verlaufenden Längsfalte des „Kopfsegmentes" liegt ein Paar von kleinen Papillen, die als Labialpapillen bezeichnet werden. Weitere Papillen unterschiedlicher Größe sind über die gesamte Oberfläche der „Gesichtsmaske" verteilt.

b) Das Pharyngealgerüst der einzelnen Larvenstadien:

Das Cephalopharyngealskelett der Chloropidenlarven ist einfach gebaut. Der Hautkörper wird vom H-Stück und vom Basalstück gebildet. Diese beiden Elemente neigen oft zur Verschmelzung, z. B. bei Meromyza saltatrix, sind aber auch oft deutlich voneinander getrennt, z. B. bei Haplegis nigritarsis (HENNIG, 1952).

Bei Lipara lucens sind H- und Basalstück mitsammen ganz verschmolzen, die Nahtstelle ist am Kiefergerüst des I. und II. Stadiums noch undeutlich zu erkennen.

Eine Sonderbildung im Pharyngealskelett stellen die Y-Rippen dar. Sie haben die Funktion eines kompliziert gebauten Filterapparates und treten nur bei saprophagen Chloropidenlarven auf. Bionthophage Larven, so auch die von Lipara lucens haben einen glatten Pharynxboden (HENNIG, 1935).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

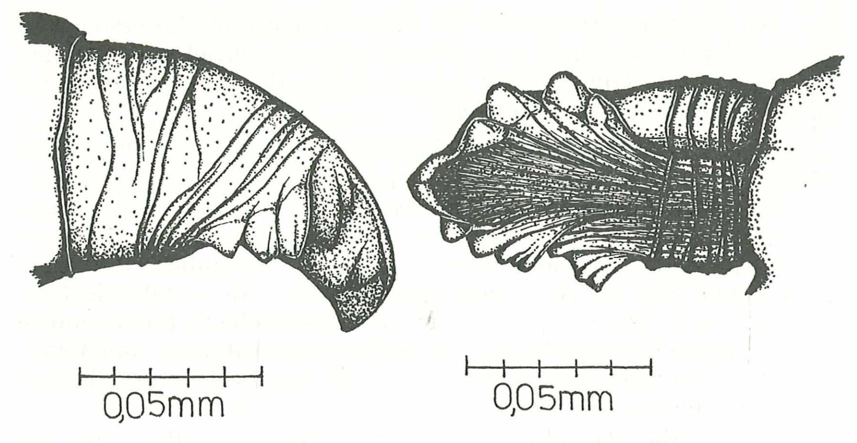


Abb. 18: Linker Mundhaken von Lipara lucens (3. Stadium) von der Innenseite.

Abb. 19: Linker Mundhaken von Lipara lucens (3. Stadium) von der Ventralseite.

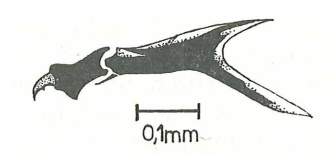


Abb. 20: Pharyngealgerüst von Lipara lucens, I. Stadium, Lateralansicht.

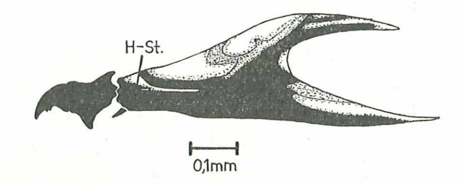


Abb. 21: Pharyngealgerüst von Lipara lucens, II. Stadium; H-St. = H-Stück.

Die paarigen Mundhaken sind bei einigen Arten glatt, z. B. bei Haplegis nigritarsis, bei den meisten aber am Unterrande stark bezahnt (Hennig, 1952). Die Mundhaken von Lipara lucens tragen auf der Unterseite einige Zähne, die an den Innen- und Außenseiten verschieden ausgebildet sind (Innenseite 3 Zähne, Außenseite 4) (Abb. 18). Die Mundhakenspitze ist ventral leicht ausgehöhlt, am Ende wulstförmig umgeschlagen, mit einem medianen, schneidenförmigen Längskiel (Abb. 19).

Der „Medianzahn" (Eizahn), der bei den ersten Larvenstadien der meisten cyclorrhaphen Dipterenarten die Funktion der noch nicht entwickelten Mundhakenspitze ausübt, ist bei Lipara nur wenige Tage nach dem Schlüpfen vorhanden. So frühe Stadien findet man aber nur sehr schwer, da die befallenen Halme erst später eine Gallenbildung zeigen. Die Abb. 20—22 stellen das Pharyngealgerüst

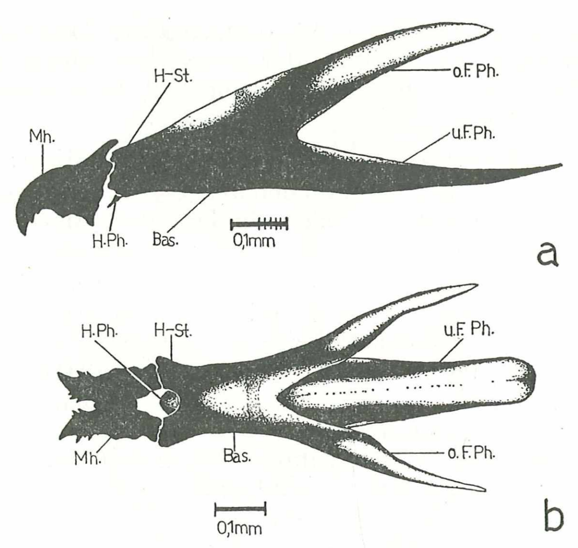


Abb. 22: Pharyngealgerüst von Lipara lucens, III. Stadium; a) Lateralansicht, b) Dorsalansicht.
Zeichenerklärung: Mh. = Mundhaken; H-St. = H-Stück; H. Ph. = Hypopharyngealstück; Bas. = Basalstück; o. F. Ph. = oberer Fortsatz des Pharynx; u. F. Ph. = Pharynxboden.

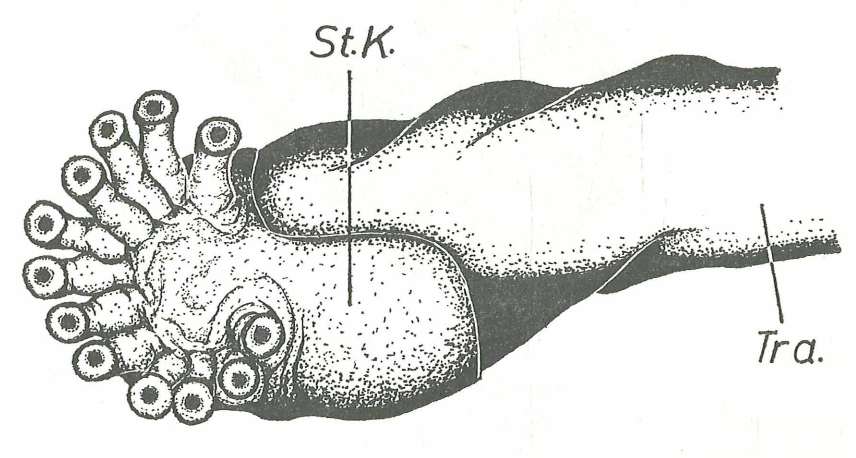


Abb. 23: Linkes Vorderstigma von Lipara lucens, III. Stadium, in Lateralansicht; St. K. = Stigmenkammer; Tra. = Trachee.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bei den drei Larvenstadien von Lipara lucens dar. Deutlich erkennbar ist die verschiedene Stellung der unteren und oberen Pharynxfortsätze, die zunehmende Chitinisierung und die unterschiedliche Form der Mundhaken.

c) Die Stigmen der einzelnen Larvenstadien:

Allgemeines: Die Chloropidenlarven sind amphipneustisch. Das erste Thorakalsegment trägt ein laterales Stigmenpaar mit wenigen (4—9), fächerförmig angeordneten Stigmenknospen.

Das letzte Abdominalsegment hat ein postdorsal gelegenes Stigmenpaar, welches meist auf zwei kurzen, getrennten Papillen liegt (DUDA, 1933). Häufig sind wenig verzweigte Interspiracularborsten zwischen den einzelnen Stigmenöffnungen (HENNIG, 1952).

Die Vorderstigmen von Lipara lucens liegen mediolateral knapp vor dem Hinterende des ersten Thorakalsegmentes. Die 12 Knospen sind fächerförmig, ihre Form ändert sich in den einzelnen Larvenstadien nur wenig (Abb. 23).

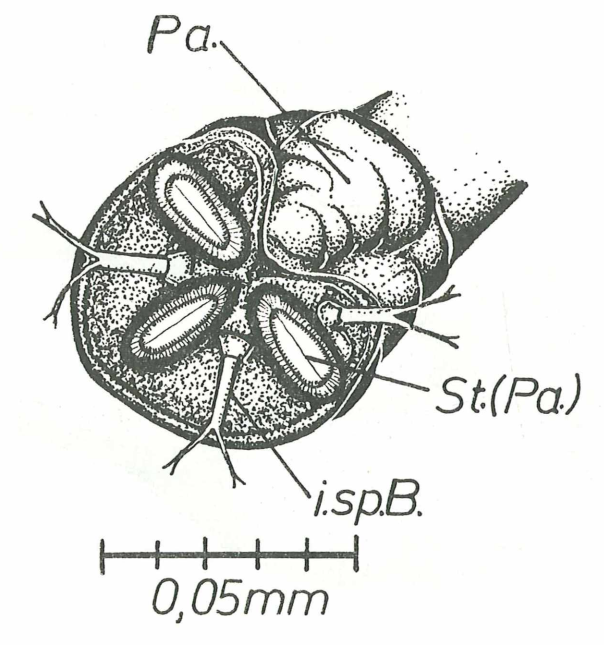


Abb. 24: Linkes Hinterstigma von Lipara lucens, I. Stadium, frontal; Pa. = Porta atrii (nur im I. St. offen); St. (Pa.) = primäre Stigmenöffnung; i. sp. B. = Interspirakularborste.

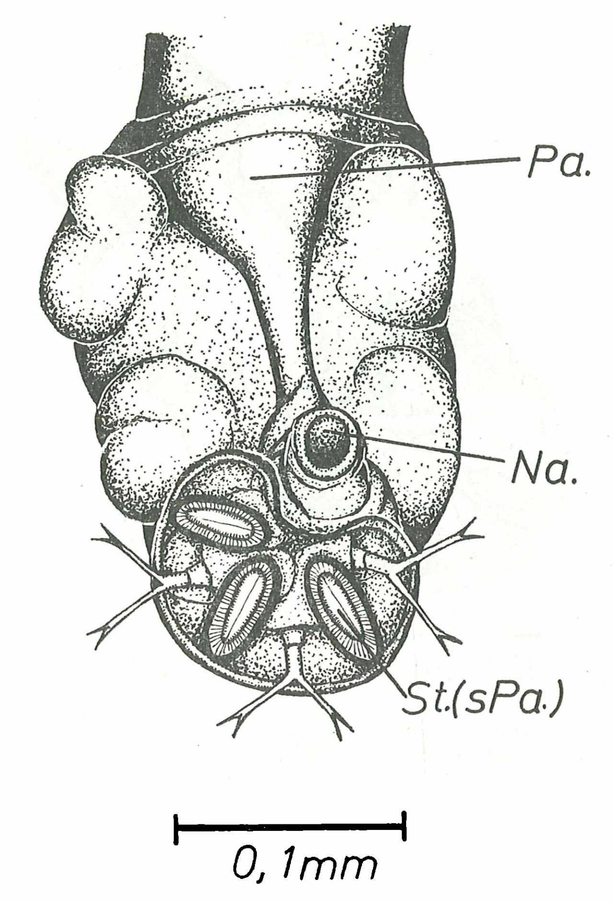


Abb. 25: Linkes Hinterstigma von Lipara lucens, II. Stadium, Dorsalansicht. Pa. = Porta atrii; Na. = Narbenstrang; St. (sPa.) = sekundäre Stigmenöffnungen.

Die Hinterstigmen liegen auf zwei, äußerst kurzen, voneinander getrennten Stigmenträgern am Ende des letzten Abdominalsegmentes.

I. Stadium: Die drei primären Stigmenöffnungen haben länglich-ovale Form, Stigmenplatte mit drei gut ausgebildeten Interspiracularborsten, Stigmenfarbe hellbraun (Abb. 24).

II. Stadium: Die Abb. 25 zeigt ein Hinterstigma einer frisch gehäuteten Larve. Der Narbenstrang, der Einfuhrgang in die

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

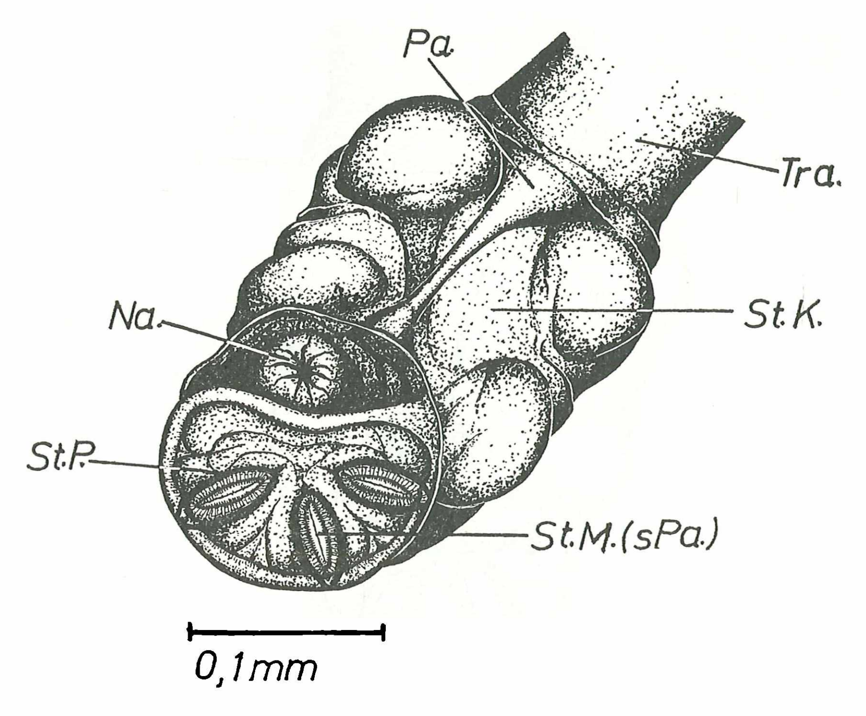


Abb. 26: Linkes Hinterstigma von Lipara lucens, III. Stadium, Dorsalansicht; Pa. = Porta atrii; Tra. = Trachee; St. K. = Stigmenkammer; Na. = Narbenstrang; St. M. (sPa.) = sekundäre Stigmenöffnungen; St. P. = Stigmenplatte.

primären Stigmenöffnungen, des I. Stadiums (Weber, 1933), hat sich noch nicht geschlossen, Stigmenkammer mit vier dorsolateralen Ausbuchtungen, sekundäre Stigmenöffnungen länglich-oval, fast schlitzförmig, Ausbildung der Interspiracularborsten dem I. Stadium ähnlich.

III. Stadium: Das völlig geschlossene Ende des Narbenstranges ist von der Stigmenplatte ringförmig umschlossen, Farbe der Stigmen dunkelbraun, Interspiracularborsten fehlen (Abb. 26).

Die Lage der Stigmen unterliegt im Laufe der Larvalentwicklung einer Drehung zur Körpermitte. Abb. 27 zeigt diesen Vorgang im Schema.

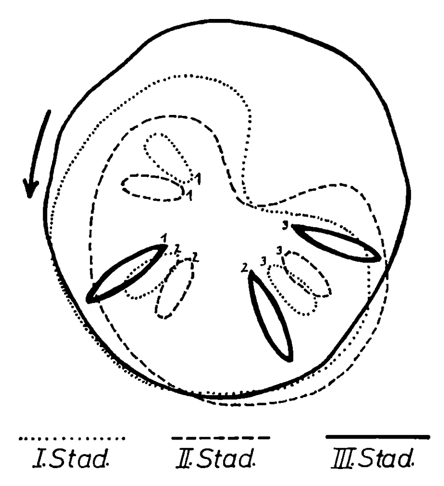


Abb. 27: Änderung der Lage, Form und Größe des linken Hinterstigmas von Lipara lucens während der Larvenentwicklung; schematisch.

Bestimmungstabelle für die Larvenstadien von Lipara lucens

Eine Beschreibung der ersten beiden Larvenstadien liegt bereits von Ruppolt (1957) vor, die Morphologie des III. Stadiums wurde von Bachalowsky und Mesnil (1936) hinreichend gekennzeichnet. Dennoch ist die Aufstellung eines Bestimmungsschlüssels für genaue Messungen unumgänglich.

Allgemeines zur Larvenmorphologie:

Die Larven sind fußlos und von gewöhnlichem Muscidentyp. Sie besitzen Kopf, drei thorakale und drei abdominale Segmente. Auf dem Thorakalsegment I liegt ein Paar Stigmen, ebenso auf dem postdorsalen Abdomenende (amphipneustischer Larventyp). Dörnchenreihen, die sich bei den meisten Chloropidenlarven auf den ventralen Kriechwülsten der Abdominalsegmente befinden, fehlen bei dieser gallicolen Form und sind nur auf der Dorsalseite der Thorakalsegmente I und II deutlich ausgebildet.

Bestimmungsschlüssel:

1. Größe 3,2—5,6 mm, Kopf und dorsaler Dörnchengürtel auf Th. I und II fast farblos, Mundhaken dunkel rotbraun und von charakteristischer Form (Abb. 20), Gesichtsmaske hell, Vorder- und Hinterstigmen leicht gelbbraun (Abb. 24); immer vor dem Vegetationskegel fressend I. Stadium

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

— Größe über 5,6 mm, Kopf und Dörnchengürtel dunkelbraun, Mundhaken und Gesichtsmaske anders gefärbt, Vorder- und Hinterstigmen rotbraun; fast nie vor dem Vegetationskegel fressend 2.

2. Schwarze Zeichnung des Th. I scharf abgegrenzt, zentrales Fleckenpaar auf der Ventralseite von Th. I hellbraun, ebenso Dörnchengürtel, Dorsalseite von Th. II am Vorderrand bräunlich, Gesichtsmaske hellbraun, charakteristischer Bau des Kieferapparates und der Hinterstigmen (Abb. 21 und 25); Länge des Fraßganges unter dem Vegetationskegel 2—3 cm. . II. Stadium
Bei älteren II. Stadien sind ♂♂ und ♀♀ gut trennbar:

a) ♂: durchschnittliche Länge 10,5—11,0 mm
durchschnittliches Frischgewicht 20—31 mg

b) ♀: durchschnittliche Länge 11,5—12,2 mm
durchschnittliches Frischgewicht 27—54 mg

— Schwarze Zeichnung des Th. I am Rande etwas verschwommen, zentrales Fleckenpaar auf der Ventralseite von Th. I intensiv braun, dorsaler Dörnchengürtel dunkelbraun, Dorsalseite des Th. II bis über die Mitte bräunlich, Gesichtsmaske größtenteils dunkelbraun mit spezifischer Netzzeichnung (Abb. 17), Bau des Kieferapparates und der Hinterstigmen charakteristisch (Abb. 22 und 26), Länge des Fraßganges unter dem Vegetationskegel 3,5—4 cm III. Stadium

a) ♂: durchschnittliche Länge 11,0—11,3 mm
durchschnittliches Frischgewicht 31—42 mg

b) ♀: durchschnittliche Länge 12,2—13,0 mm
durchschnittliches Frischgewicht 54—65 mg

(Diese Zahlenangaben gelten nicht für die Gesamtdauer des III. Stadiums, sondern nur bis zum Ende der Fraßperiode.)

Die Parasiten von Lipara lucens

Pteromalus liparae GIR. (Pteromalidae, Hym.)
Tetrastichus legionarius GIR. (Eulophidae, Hym.)
Polemon liparae GIR. (Braconidae, Hym.). **R**
Polemon melas GIR. (Braconidae, Hym.)
Pimpla arundinator F. (Ichneumonidae, Hym.)
Hemiteles descipiens GR. (Ichneumonidae, Hym.)
Scambus phragmitidis PERKINS (Ichneumonidae, Hym.) **R**
Exeristes arundinis KRIECHB. (Ichneumonidae, Hym.) **R**

Kein eigentlicher Parasit, aber oft räuberisch in den Gallen der Lipara:

Raupe von Senta maritima Tr. (Noctuidae, Lepid.) **R**

(Ein „**R**" nach dem Artnamen bedeutet, daß die Art auch aus den Schilfgallen des Ruster Schilfgürtels gezogen wurde.)

Pteromalus liparae Gir.: Nach Wagner (1907) und Blair (1932) der häufigste Parasit. Die Wirtslarve stirbt schon vor Bildung des Pupariums, die fertige Puppe des Parasiten findet sich im April in der Larvenhaut der Fliege. Die schlüpfende Imago nagt sich einen seitlichen Gang aus der Galle.

Tetrastichus legionarius Gir.: Bisher nur von Ruppolt (1956) aus Lipara-Puppen gezogen.

Polemon liparae Gir. Diese, ca. 13 mm große Braconide gilt als der häufigste Parasit. In den Zonen RI und RII des Ruster Schilfgürtels sind rund 20% aller Lipara-Larven parasitiert. Allein aus den 15 Gallen des Probequadrates RI/5 schlüpften 10 Imagines. Die Weibchen parasitieren die Fliegeneier. Untersuchungen der manchmal gelblich gefärbten, parasitierten Fliegenlarven zeigen, daß der schnell wachsende Parasit immer im Vorderende des Wirtes liegt, meist zwischen Rückengefäß und Darmschleifen (Reynvaan und Docters van Leeuwen, 1906).

Puparien von Lipara, die man bereits im Herbst findet, fallen durch geringe Größe und Dicke sowie durch ihre dunkelbraune bis rötlichbraune Färbung auf. Es handelt sich um die leeren Puppentönnchen der toten, parasitierten Larven, in denen die fertig entwickelten Puppen der Braconide liegen. Der Tod des Wirtes erfolgt also ziemlich spät, nämlich erst nach der frühzeitigen Verpuppung gegen Mitte September (vgl. auch Kapitel „Mortalität").

Die Schlüpfzeit liegt zwischen Mitte Mai und Mitte Juni. Bei dieser Art ist eine deutliche Proterandrie ausgebildet, das Verhältnis von Männchen und Weibchen beträgt 4:1.

Polemon melas Gir.: Von Reynvaan und Docters van Leeuwen (1906) aus Lipara lucens gezogen, nach Giraud (1863) ein Parasit der Chloropide Calamoncosis minima.

Pimpla arundinator F.: Von Wagner (1907) und Blair (1932) aus Lipara lucens gezüchtet.

Hemiteles descipiens Gr.: Von Blair (1932) als Parasit der Lipara angeführt.

Scambus phragmitidis Perkins: Bisher als Parasit von Lipara lucens unbekannt (1♀ ex Lipara lucens, Zone RI, 20. 5. 1967, det. Dr. Šedivý.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Wirtslarven sterben noch im III. Larvenstadium, die Puppen der Parasiten liegen bis zum Schlüpfen in der Larvenhaut der Diptere.

Exeristes arundinis KRIECHB.: Ebenfalls erstmalig aus Lipara lucens gezogen (1 ♂ 17. 4. 1966 und 1 ♀ 23. 5. 1966 aus Lipara lucens, beide Zonen RI).

(Senta maritima TR.): Von dieser Noctuidenraupe ist bekannt, daß sie sich keineswegs nur phytophag, sondern auch räuberisch von anderen Insekten ernährt.

Nach BERGMANN (1951) fressen sie zu Beginn ihrer Entwicklung das Mark der Schilfhalme, vor und während der Überwinterung aber die Larven und Puppen anderer Schilfbewohner. Die Raupe dringt über dem Vegetationskegel in die Galle ein und frißt im Fraßgang der Lipara-Larven. Stößt sie auf die Fliegenlarve, tötet sie diese und frißt sie zur Gänze auf. Die Raupe überwintert dann meist im Markhohlraum des Stengels.

Die Inquilinen der Lipara-Gallen:

Vertreter einiger Arthropodenordnungen aus verschiedenen Klassen leben als Inquilinen oder Mitbewohner in den Gallen der Lipara. Sie machen darin teilweise ihre Jugendstadien durch oder benützen sie als Winterquartier. Ihre Fraßtätigkeit schädigt die Schilfpflanzen nicht, da die Ernährung während der Larvalzeit nur saprophytisch ist.

Man kann gut zwischen den Inquilinen ein- und zweijähriger Gallen unterscheiden.

Die Gallen bieten die Möglichkeit, auf einfache Weise große Mengen von Arthropoden zu züchten, die im Freiland nicht häufig gefangen werden.

(Ein „R" nach dem Artnamen bedeutet, daß die Art auch aus den Schilfgallen des Ruster Schilfgürtels gezogen wurde.)

1. Inquilinen einjähriger Gallen:
   a) Arthropoden, die ihre Gesamtentwicklung in den Gallen durchmachen:

Insecta:

Rübsamenia pectoralis WINN. (Cecidomyiidae, Dipt.)
Asynapta sp. (Cecidomyiidae, Dipt.)
Thomasiella flexuosa WTZ. (Cecidomyiidae, Dipt.) **R**
Giraudiella incurvans NIJVELDT (Cecidomyiidae, Dipt.) **R**
Perrisia inclusa FRFLD. (Cecidomyiidae, Dipt.) **R**
Cnemopogon apicalis MG. (Scatophagidae, Dipt.)
Anthomyza gracilis FALL. (Anthomyzidae, Dipt.) **R**

Phytomyza succisae HERING (Agromyzidae, Dipt.)
Elachiptera cornuta FALL. (Chloropidae, Dipt.)
Calamoncosis minima STROBL (Chloropidae, Dipt.) **R**
Tropidoscinis zürcheri DUDA (Chloropidae, Dipt.)
Oscinella frit L. (Chloropidae, Dipt.)
Platycephala planifrons FABR. (Chloropidae, Dipt.)
Platycephala umbraculata FABR. (Chloropidae, Dipt.)
Haplegis diadema MG. (Chloropidae, Dipt.) **R**
Haplegis flavitarsis MG. (Chloropidae, Dipt.) **R**
Haplegis nigritarsis DUDA (Chloropidae, Dipt.)
Haplegis tarsata FALL. (Chloropidae, Dipt.)
Selandria flavens KL. (Tenthredinidae, Hym.) **R**

b) Periodische Inquilinen:

Arachnoidea:

Siteroptes graminum REUTER (Pyemotidae, Acari) . . **R**
Stenotarsonemus phragmitidis SCHLD. (Tarsonemidae, Acari) **R**
Tarsonemus piliger SCHLDL. (Tarsonemidae, Acari) **R**

Insecta:

Conocephalus dorsalis LATR. (Conocephalidae, Orthopt.) **R**
Conocephalus fuscus FABR. (Conocephalidae, Orthopt.) **R**

2. Inquilinen zweijähriger Gallen:

Insecta:

Prosopis kriechbaumeri FÖRST. (Apidae, Hym.) **R**
Osmia leucomelaena K. (Apidae, Hym.) . . **R**
Trypoxylon attenuatum SMITH (Sphegidae, Hym.)
Trypoxylon figulus L. (Sphegidae, Hym.)
Cemonus lethifer SHUCK (Sphegidae, Hym.) **R**
Cemonus unicolor F. (Sphegidae, Hym.)
Passaloecus brevicornis MOR. (Sphegidae, Hym.)
Rhopalum clavipes L. (Sphegidae, Hym.)

ad 1. a)

Rübsamenia pectoralis WINN.: BUHR (1965) gibt die Art als Gallenbewohnerin an.

Asynapta sp.: Nach BLAIR (1932) in den obersten Teilen der Galle.

Thomasiella flexuosa WTZ. Larven auffallend rot gefärbt, selten in Gallen, meist in den Seitentrieben der Schilfstengel, auf ein Internodium beschränkt, gewöhnlich 8—15 an einer Stelle, überwintern in erwachsenem Zustand.

Giraudiella incurvans NIJVELDT: Ziemlich selten in den oberen Gallenteilen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Perrisia inclusa FRFLD.: Die Larven bilden ca. 6 mm lange, getreidekornähnliche Gallen an der Innenseite der Schilfstengel. Sie finden sich bisweilen auch im verholzten Teil der Lipara-Gallen. Diese Gallmücke ist besonders in den Halmen am Schilfrand häufig. Schlüpfzeit: Beginn bis Mitte Mai.

Parasiten: Tetrastichus arundinis GIR. (Eulophidae, Hym.)
Tetrastichus gratus GIR. (Eulophidae, Hym.)
Platygaster sp. (Platygasteridae, Hym.)

Cnemopogon apicalis MG.: Die Larven leben wahrscheinlich räuberisch in den Gallen sämtlicher gallicoler Chloropiden (THEOWALD, 1961 und WAGNER, 1907).

Anthomyza gracilis FALL.: Larven im oberen Teil der Galle, sehr selten (aus Rust nur ein Exemplar in 700 Gallen).

Phytomyza succisae HERING: Sehr selten in den Gallen, möglicherweise darinnen nur überwinternd (THEOWALD, 1961).

Elachiptera cornuta FALL.: Larven meist in den Stengeln der Gerste, häufig auf verlausten Schilfstengeln, in den Gallen nur gelegentlich (DUDA, 1933).

Calamonocosis minima STROBL: Nach GIRAUD (1863) erzeugen die Larven ähnliche Wipfelgallen wie Lipara lucens.

Nur GIRAUD und BLAIR (1932) erhielten Imagines aus solchen Gallen. Meistens findet man die Larven jedoch als Inquilinen in den Lipara-Gallen. Die Art ist im Ruster Schilfgürtel selten. Schlüpfzeit: Beginn Mai.

Eine weitere Art der Gattung Lipara, nämlich Lipara similis SCHIN., soll ebenfalls solche Gallen bilden und in Österreich häufig sein. Nach SCHUBERT (1961/62) ist die Fliege besonders in den landseitigen Schilfbeständen des Neusiedler Sees häufig. Wahrscheinlich liegt hier ein Irrtum vor, da im Ruster Schilfgürtel bisher weder Gallen noch Imagines dieser Art gefunden wurden. Es dürfte sich eher um die Lipara lucens handeln. GIRAUD (1863) hat L. similis in den Donauauen gesammelt.

Tropidoscinis zürcheri DUDA: Nach DUDA (1933) mehrmals aus Lipara-Gallen gezüchtet.

Oscinella frit L.: Die Imagines sind besonders am Rande des Ruster Schilfgürtels häufig, ihre Larven wurden aber in den Gallen nicht gefunden, obwohl sie nach BLAIR (1932) häufig Einmieter bei Lipara lucens sind.

Platycephala planifrons FABR. und Pl. umbraculata FABR.: Nach WANDOLLECK (1898) und DUDA (1933) in den Gallen als häufige Inquilinen.

Haplegis diadema MG.: Nicht selten in den Gallen, aber nur am äußersten Schilfrand, Schlüpfzeit: Beginn Mai.

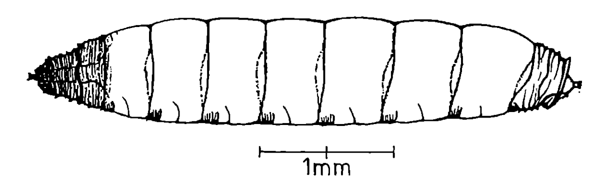


Abb. 28: Puparium von Haplegis flavitarsis, lateral.

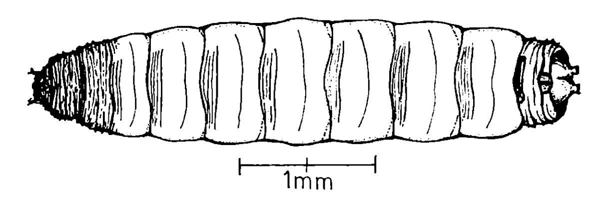


Abb. 29: Puparium von Haplegis flavitarsis, ventral.

Haplegis flavitarsis MG.: In den Gallen der Zone R. I sehr häufig, Larven in den obersten Gallenteilen, meist 8—10 Larven pro Galle, Lebensweise rein saprophytisch, Puppendiapause (Verpuppung im September), Puparien auffallend hellbraun, 4—5 mm lang (Abb. 28 und 29), Schlüpfzeit: Ende April bis Mitte Mai.

Parasiten: Clytina giraudi ERD. (Signiphoridae, Hym.)
(6 ♂♂ und 5 ♀♀ ex Haplegis flavitarsis, Zone R. I, 3. 5. 1967, det. Dr. BOUČEK)
Centrodora sp. (?) nova, nahe C. amoena FÖRST. (Aphelinidae, Hym.)
(5 ♀♀ ex Haplegis flavitarsis, Zone R. I, 8. 5. 1967, det. Dr. BOUČEK)

Wahrscheinlich hat auch H. diadema die gleichen Parasiten, da die Larven beider Arten oft in der gleichen Galle leben.

Haplegis nigritarsis DUDA: HENNIG (1943) fand sie in den Gallen in größeren Mengen (Abb. 30 und 31).

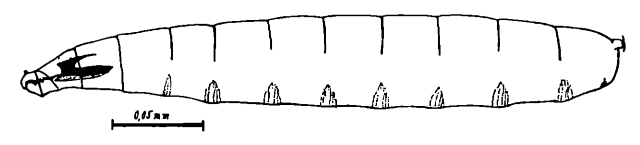


Abb. 30: Erwachsene Larve von Haplegis nigritarsis (nach HENNING, 1943).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

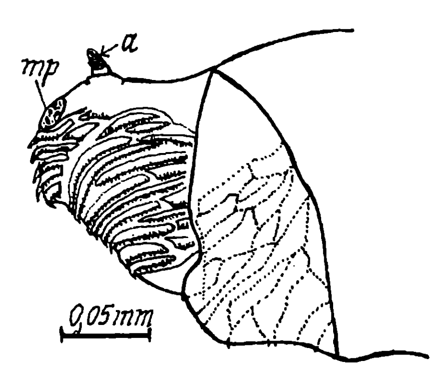


Abb. 31: Kopfsegment von H. nigritarsis, mit Gesichtsmaske, Lateralansicht. a = Antenne; mp = Maxillarpalpus (nach HENNING, 1943).

Haplegis tarsata FALL.: Häufig in den Gallen, nach GIRAUD (1863) auch in normal ausgebildeten Schilfstengeln, sicher eine Verwechslung mit den Larven der Gallmücke Thomasiella flexuosa.

Eine weitere Art, Haplegis consimilis COLLIN kommt sicher auch in den Lipara-Gallen vor, wurde aber bisher nur einmal in den Gallen von Lipara similis gefunden (COLLIN, 1932).

Selandria flavens KL.: Die Imagines sind auf den feuchten Vorschilfwiesen in Rust häufig, aus den Lipara-Gallen war die Art bisher nicht bekannt. Am 14. 4. 1968 schlüpfte 1 ♀ aus dem oberen Gallenteil. Die Puppenwiege war an beiden Enden mit Pfropfen aus zernagten Blättern verschlossen.

ad 1. b)

Siteroptes graminum REUTER: In den Gallen des landseitigen Schilfrandes häufig.

Die in Fäulnis übergehenden Blätter über dem ehemaligen Vegetationskegel bieten den Tieren ideale Nahrungsquellen und Entwicklungsbedingungen. Der gesamte Entwicklungszyklus dauert je nach Witterung und Jahreszeit 3—5 Wochen (REUTER, 1900).

Ein Teil der Tiere überwintert auch in den Gallen. KRCZAL (1959) vermutet, daß die schlüpfenden Liparaweibchen die Milben bei der Eiablage auch auf andere Schilfhalme übertragen. Eigene Untersuchungen von rund 700 Fliegen verliefen aber negativ. Vielmehr wurde beobachtet, daß die Milben schon im zeitigen Frühjahr (Mitte März bis April) die Gallen verlassen. Dieser Umstand spricht dafür, daß sie zu dieser Jahreszeit neue Wirts-

pflanzen aufsuchen (sie erzeugen an Wiesengräsern Taubährigkeit) und zu Beginn bis Mitte Juli wieder auf Phragmites überwechseln.

Stenotarsonemus phragmitidis SCHLDL.: Die Milben erzeugen große Acrocecidien an Phragmites (besonders häufig in der Zone R. IV) und finden sich auch bisweilen in den Lipara-Gallen.

Tarsonemus piliger SCHLDL.: Nach SCHAARSCHMIDT (1959) lebt die Art selten in den Gallen und dann nur zwischen den innersten Blattscheiden.

Conocephalus dorsalis LATR.: Die Weibchen legen im Herbst 3—15 pergamentfarbige, ca. 5 mm lange Eier senkrecht zwischen die inneren Blattscheiden im Oberteil der Gallen.

Schlüpfzeit: Beginn Mai.

Conocephalus fuscus FABR.: Wie die vorige Art, vielleicht noch etwas häufiger.

Parasiten: Centrodora sp.(?)nova, nahe C. amoena Först. (Aphelinidae, Hym.).

(20. 5. 1967 16 Stück ex ovo C. fuscus [?], Zone R. I, det. Dr. BOUČEK.) GIRAUD (1863) beschreibt eine Chalcidide aus den Eiern beider Conocephalusarten, gibt aber keinen Namen an.

ad 2.

Die verlassenen Gallen bleiben noch ein Jahr lang stehen und bieten der Brut verschiedener Hymenopterenarten gute Nistplätze. Äußerlich erkennt man solche bewohnte Gallen an den pinselartig zerfransten Spitzen.

Prosopis kriechbaumeri FÖRST.: Nach WAGNER (1907) selten, in Rust aber der häufigste Mieter in leeren Gallen. Von den Bauten dieser Biene liegen von HÖPPNER (1901) und WAGNER (1907) genaue Beschreibungen vor.

Die Larven, in jeder Galle 2—4, in einem Falle sogar 7, leben im ehemaligen Fraßgang der Liparalarven. Die Mutterbiene polstert den Boden jeder Brutkammer mit holzigen Nagespänen aus. Die Zellen sind voneinander durch horizontale, schleimige Scheidewände getrennt, oft auch durch Propfen aus zernagten Schilfblättern. Das Larvenfutter besteht aus Blütenstaub, der in kleinen Häufchen vom Bienenweibchen am Zellboden abgelegt wird.

Im Herbst sind die Maden erwachsen, ruhen während der Wintermonate, verpuppen sich im April und schlüpfen Ende Mai. Die Art hat eine ausgesprochene Proterandrie, das Geschlechterverhältnis ♂♂:♀♀ beträgt 3:1. Interessanterweise liegen die männ-

 ©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

lichen Puppen immer in den oberen Zellen und schlüpfen auch einige Tage vor den Weibchen.

Die Lebensdauer der männlichen Bienen scheint nur sehr kurz zu sein, da man ab Mitte Juni nur mehr Weibchen findet, und zwar besonders häufig in der Zone R. I auf den Blüten von Achillea.

Parasiten: Gasteruption nigrescens SCHLETT. (Gasteruptionidae) (25. 5. 1966 ex pupa Prosopis kr. 2 Stück, Zone R. I, det Dr. BOUČEK). Diese Art war bisher als Parasit von Prosopis unbekannt.
Gasteruption affectator L. (Gasteruptionidae, Hym.)
Hygrocryptus carnifex GRAV. (Ichneumonidae, Hym.)
Clytina giraudi ERD. (Signiphoridae, Hym.)

(5. 3. und 3. 4. 1966 je ein Stück ex pupa Prosopis kr., Zone R. I, det. Dr. BOUČEK.) Auch diese Art ist ein neuer Parasit.

Osmia leucomelaena K.: Nach SCHMIEDEKNECHT (1882 bis 1884) leben die Larven in trockenen Brombeerstengeln. GIRAUD (1863) hat die Art erstmalig aus zweijährigen Schilfgallen beschrieben, seither ist sie aus Phragmitesbeständen nicht mehr bekannt geworden.

Aus einer Galle (Zone R. I) schlüpften am 21. 5. ein Männchen und am 23. 5. 1966 ein Weibchen.

Über die Biologie ist nichts bekannt. Die Brutkammern sind von den Prosopis-Bauten nicht zu unterscheiden.

Trypoxylon attenuatum SMITH: Die horizontalen Trennwände der Larvenbrutkammern bestehen aus Erde, kleinen Steinchen und zernagtem Pflanzenmaterial. Als Larvenfutter hat WAGNER (1907) nur Spinnen gefunden. Schlüpfzeit: Beginn Mai.

Die Art ist im Ruster Schilfgürtel sehr selten, es wurde nur eine einzige Galle mit Trypoxylonbrut gefunden (19. 4. 1966, 3 Stück ex pupa, Zone R. II, det. ŠEDIVÝ). Die als Nahrung eingetragenen Spinnen waren: 2 Clubiona sp. juv., 2 Singa herii, 1 Argiopidae juv., ferner 1 Ctenulus punctatus (Sciomyzidae, Dipt.).

Trypoxylon figulus L.: Wurde bisher nur von GIRAUD (1863) in alten Lipara-Gallen gefunden.

Cemonus lethifer SHUCK., f. fabricii MÜLL.: Die Larven der forma typica leben in Brombeerstengeln, jene der f. fabricii MÜLL. dagegen in Schilfstengeln und zweijährigen Lipara-Gallen. Die Weibchen tragen als Larvennahrung ausschließlich Blattläuse ein (BEAUMONT, 1964).

Die Art war bisher vom Neusiedler See nicht bekannt (23. 3. 1968, 1 ♀ ex pupa, Zone R. I).

Cemonus unicolor F.: WAGNER (1907) hat die Bauten dieser Grabwespe bei Hamburg häufig gefunden.

Das Weibchen legt 1—6 Eier in den Fraßgang der Lipara-larven, allerdings nicht in separierte Zellen, sondern immer einzeln auf einen Futtervorrat, meist Spinnen und kleine Dipteren. Den obersten Abschluß der Brutkammern bilden Propfen aus Nagespänen, oft vermischt mit Erde und Steinchen.

Die verpuppungsreifen Larven bauen vor Winterbeginn einen rudimentären Kokon (schleimige Auskleidung der Zellen mit Boden und Deckel). Im Mai schlüpfen zuerst die Männchen und einige Tage später die Weibchen. Auch diese Art hat deutliche Proterandrie.

GIRAUD (1863) berichtet von mehrfachen Gallenfunden, wo sich die Bauten von Trypoxylon figulus und C. unicolor in denselben Gallen befanden.

Parasiten: Mesoleius sanguinicollis GR. (Ichneumonidae, Hym.)
Omalus auratus L. (Chrysididae, Hym.)
Macronychia anomala ZETT. (Tachinidae, Dipt.)

Passaloecus brevicornis MOR. und Rhopalum clavipes L.: Beide Arten wurden bisher nur von WAGNER (1907) aus alten Gallen gezüchtet. Die Bauten sind kleiner als bei Trypoxylon.

In den Lipara-Gallen des Ruster Schilfgürtels häufig überwinternde Arthropoden:

Araneae:
Clubiona phragmitidis KOCH (Clubionidae)
Mithion canestrini NINNI (Salticidae)
Eucta kaestneri CROME (Tetragnathidae)
Tetragnatha extensa L. (Tetragnathidae)
Eugnatha striata KOCH (Tetragnathidae)
Pisaura listeri SCOP. (Pisauridae)

Coleoptera:
Odacantha melanura L. (Carabidae)
Demetrias imperialis GERM. (Carabidae)
Philonthus suffragani JOY. (Staphylinidae)
Paederus litoralis GRAV. (Staphylinidae)
Coccidula scutellata HRBST. (Coccinellidae)
Malachius spinosus ER. (Cantharidae)
Dolopius marginatus L. (Elateridae)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

III. Produktionsbiologie der Liparalarven

1. Einleitung, Berechnung des Energieflusses

Die Nettoproduktion der Pflanzen ist die Nahrung, welche heterotrophen Organismen zur Verfügung steht, in erster Linie den Herbivoren, als Konsumenten erster Ordnung (ODUM, 1963 und KÜHNELT, 1965).

Diese aufgenommene Nahrung, Konsumation (Consumption, C), umfaßt zwei Komponenten, nämlich die Assimilation (A), das ist der in körpereigene Substanz umgewandelte Konsumationsanteil sowie die wohl aufgenommene, aber ungenützt wieder abgeschiedene Nahrung, das sind Sekrete und Exkrete, FU, in erster Linie Faeces und Urin. (Diese Definition wurde auf dem „Working Meeting held in Jabłona, 31. 8.—6. 9. 1966", siehe auch PETRUSEWICZ, 1967a, festgelegt.)

Die Assimilation wird zum Teil zur Aufrechterhaltung der Lebensvorgänge verwendet, Respiration (R), der Rest bildet die am Ende eines betrachteten Zeitraumes vorhandene (Netto)-produktion (P).

Folglich lauten die Definitionen formelmäßig ausgedrückt: $C = A + FU$ und $A = P + R$, woraus sich die Endformel $C = P + R + FU$ ergibt. Die Berechnung der Produktion erfolgt in cal (Kcal) pro bestimmter Zeiteinheit und Bodenfläche oder pro Zeit und Körpergewicht, Tier, Population usw.

Das Ziel der vorliegenden energetischen Untersuchungen an Lipara lucens war es, die Größe dieser vier Parameter, C, P, R und FU möglichst genau zu erheben und damit die Frage, wieweit die Primärproduktion durch die Parasitierung gemindert wird, zu beantworten.

2. Methode

a) Der Kaloriengehalt der Larven, Puppen und Faeces wurde mit einem Philipson-Mikrobombenkalorimeter und einem adiapatischen Kalorimeter (IKA-Kalorimeter, JANKE & KUNKEL) gemessen. Die ausgewerteten Proben waren vorher bei 105° C getrocknet worden und hatten teilweise ein Gewicht von 500 mg, was der Mindestmeßmenge für das IKA-Kalorimeter entspricht. Es wurden nur die Larven- und Puppenstadien bis zum Schlüpfbeginn kalorimetriert. Nicht gemessen wurden Eier (Produktion = 0), Imagines und Exuvien.

b) Der Sauerstoffverbrauch der Larven, Puppen und schlüpfenden Puppen wurde mit volumetrischen Plexiglasrespirometern nach dem Prinzip von SCHOLLANDER (1952) ermittelt. Eine genaue

Beschreibung und Abbildung finden sich bei NOPP (1965). Für die Messungen wurden 6 Respirationsapparate in ein Wasserbad eingehängt. Ein Kühlaggregat und ein Tauchthermostat (Thermomix II) hielten die Wassertemperatur konstant auf 10°C für die Messungen im Herbst, Winter und Frühjahr bzw. auf 20°C für die Versuche im Sommer. Bei 10° erfolgten die Ablesungen in Intervallen von 2 Stunden, bei 20° stündlich.

Von den ersten und frühen zweiten Larvenstadien wurden bis zu 10 Tiere mit annähernd gleichem Gewicht in einem Respirometer untergebracht und der Sauerstoffverbrauch auf das Durchschnittsgewicht eines Individuums berechnet. Larven des ersten Stadiums konnte man immer nur einen Tag lang messen, um Fehlwerte infolge Nahrungsmangels auszuschließen. Ältere Larven lieferten meist 2—4 Tage lang gute Respirationswerte, diapausierende sogar 14 Tage lang.

Bei Messungen über längere Zeit wurden die Tiere vor- und nachher gewogen und Gewichtsverluste während der Diapause, vor der Verpuppung und vor dem Schlüpfen bei der Berechnung des Sauerstoffverbrauches berücksichtigt. Zur Überprüfung der Werte wurden einige Versuche mit den gleichen Tieren nach längerer Zeit wiederholt, was allerdings nur vom Diapausebeginn an möglich war.

Die Umrechnung des Sauerstoffverbrauches von den Versuchstemperaturen auf die langjährigen, durchschnittlichen Monatsmitteltemperaturen von Neusiedl/See (Neusiedler See) gewährleistete eine möglichst große Annäherung des Sauerstoffbedarfes an Freilandbedingungen im Untersuchungsgebiet. Die Berechnung erfolgte mittels der Formel von PROSSER & BROWN (1962):

$$Q_{10} = \left(\frac{K_{20}}{K_x}\right)^{\frac{10}{t_{20} - t_x}}$$

Der Temperaturkoeffizient (Q_{10}) errechnet sich als Quotient des Sauerstoffverbrauches bei 2 um 10°C verschiedener Temperaturen (z. B. 10° und 20°) und gibt an, um wieviel der Sauerstoffverbrauch bei Temperaturerhöhung um 10° steigt. Q_{10}-Werte wurden für Liparalarven und -puppen auf zweifache Weise ermittelt: 1. wurde der Sauerstoffverbrauch ein und derselben Tiere innerhalb von 24 h bei 10° und bei 20° bestimmt, 2. wurde der Sauerstoffverbrauch von Tieren, die seit mehreren Wochen an die Meßtemperaturen von 10° und 20° adaptiert waren, zur Berechnung des Q_{10} herangezogen, um die Möglichkeit langfristiger Temperaturregulation zu prüfen. Die Unterschiede der so gewonnenen Q_{10}-

 ©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Werte sind relativ gering, sie liegen für die Larven des III. Stadiums bei 3,20 für rasche Temperaturänderungen und bei 2,97 für langfristige Temperaturadaptationen. Adaptationsvorgänge spielen also bei Liparalarven eine unbedeutende Rolle, weshalb beide Q_{10}-Werte gemittelt wurden ($Q_{10} = 3{,}09$). Für Puppen während der Metamorphose beträgt $Q_{10} = 5{,}26$ und für frischgeschlüpfte Imagines 2,39.

Die Gesamthöhe der Respiration während der Fraßperiode bzw. der Diapause und Puppenruhe wurde durch Planimetrieren des Diagramms „mm^3 O_2/h/Tier" (siehe Seite 229 und 231) und Umrechnen in cal ermittelt.

3. Ergebnisse

a) Produktionszeit

Die Produktionszeit beginnt nach dem Schlüpfen der Eier Anfang Juni und wurde für die Berechnung der Produktion auf den ersten Juni festgelegt. Anfang bis Mitte September stellen die Larven, wie sich aus den Messungen der Gewichtszunahme ergab, die Fraßtätigkeit ein und gehen in Diapause. Spätestens Mitte September ist also die Aufnahme von Nahrung (Konsumation) sowie der Großteil der Assimilation und damit die Produktion praktisch abgeschlossen, weshalb der 20. 9. als Bezugspunkt für die Berechnung der Produktion angenommen wurde.

b) Mortalität der Liparalarven

Die Abschätzung der Mortalitätshöhe der untersuchten Tierart ist für die Berechnung der Produktion deshalb wichtig, weil die Nettoproduktion nicht nur die innerhalb zweier Zensustermine festgestellte Biomasse umfaßt, sondern auch die im selben Zeitabschnitt durch Mortalität der Biozönose zugeflossenen Tiere.

Die Mortalität stellt sich bei Lipara lucens wie folgt dar:

1. embryonale Mortalität:

Nach MOOK (1967) ist die Zahl der bei der Eiablage abgefallenen oder vertrockneten Eier nur sehr gering. Zahlenmäßige Angaben fehlen jedoch.

2. Mortalität während der Schlüpfperiode und der Wanderung zur Halmspitze:

Dieser Mortalitätsfaktor liegt nach MOOK (1967) unter 1%, ebenso

3. die Mortalitätsrate der Larven ober dem Vegetationskegel:

Sterben die Larven, bevor sie die Vegetationsspitze erreicht haben, so bleibt die Entwicklung der Gallen stecken und es bilden sich teilweise fruchtende Seitentriebe aus (Abb. 3). Die Todes-

ursache ist möglicherweise auf die räuberische Noctuidenraupe Senta maritima zurückzuführen.

4. Mortalität erwachsener Larven:

a) Räuber:

Senta maritima Tr. (Lepidoptera, Insecta):

Die Raupe dieser teilweise räuberisch lebenden Noctuide stellt nur einen kleinen Mortalitätsfaktor dar. Untersuchungen in den Zonen R. I und R. II zeigten nämlich, daß nur 0,5% aller Fliegenlarven von Senta maritima getötet wurden.

Blaumeise, Parus caerulus L. (Aves):

Diese Vögel durchstreifen während der Wintermonate in größeren Schwärmen das Schilf auf der Suche nach Nahrung. Sie brechen sehr geschickt große Löcher in die harten Wände der Gallenkammern und entfernen daraus die voll erwachsenen Fliegenlarven. Auffallenderweise bilden nur Gallen auf dicken Halmen einen Anreiz als Futterquelle, während solche auf Halmen mit geringen Durchmessern unbeachtet bleiben. Somit sind die Überlebenschancen der Larven in Gallen dünner Halme um vieles höher, nach den Angaben von Mook (1967) sogar um zwei Drittel.

Die Vögel spielen als Mortalitätsfaktor der Liparalarven in den einzelnen Jahren eine verschieden große Rolle. In einem von Mook untersuchten Gebiet an der Zuider See waren 28,3% aller Gallen von den Meisen geöffnet worden, im Ruster Schilfgürtel während der Wintermonate 1967/68 dagegen nur 1,1%.

b) Parasiten:

Polemon liparae Gir. (Braconidae, Hymenoptera):

Diese Hymenoptere ist der einzig häufige Parasit der Liparalarven im Ruster Schilfgürtel. Ihre Biologie wurde schon in einem der vorhergehenden Kapitel (Seite 203) beschrieben. Sie zeigt die Eigenart, nur Halme mit großen Durchmessern zur Eiablage zu bevorzugen (Mook, 1967). Die Ermittlung der Parasitierungsrate ergab in den Zonen R. I und R. II in zwei aufeinanderfolgenden Jahren jeweils 20%. Mook hatte dagegen in einigen seiner holländischen Untersuchungsgebiete eine Parasitierung bis zu 64% (siehe auch Tab. 4).

Vor dem 20. 9. sind an den Liparalarven keine morphologischen Veränderungen als Anzeichen eines möglichen Befalles feststellbar (Tab. 5 und Abb. 32), eine direkte Minderung der Biomasse von Lipara lucens während der Produktionszeit tritt also kaum ein, was auch durch die wenig unterschiedlichen Faecesmengen parasitierter und unparasitierter Larven verdeutlicht wird (Tab. 15).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 4. Höhe der Parasitierung durch Polemon liparae in den einzelnen Zonen des Ruster Schilfgürtels.

Liparalarven je m²	Polemon liparae je m²	Befall in %
Zone R. I	0,6	20
Zone R. II	0,2	20
Zone R. III	0	0
Zone R. IV	0	0

Tab. 5. Mittleres Frischgewicht von Lipara lucens und des wichtigsten Parasiten, Polemon liparae in mg

Zeit	Gew./mg/♂	± σ	Gew./mg/♀	± σ	Gew./mg/ Pol. l.	± σ
22. 6. FR	2,7	2,5	2,7	2,5	—	
1. 7.	8,5	6,7	8,5	6,7	—	
7. 7.	13,3	7,3	13,3	7,3	—	
18. 7.	—	—	27,0	8,0	—	
8. 8.	31,3	5,4	54,5	7,5	—	
15. 8.	37,2	3,5	60,9	5,3	—	
22. 8.	41,8	3,1	64,8	5,5	—	
20. 9. DI	38,8	3,6	63,4	4,1	28,0	3,4
15. 11.	36,4	3,5	59,1	4,7	27,6	3,1
25. 2. P	35,4	3,7	58,9	6,8	26,3	3,5
15. 3.	31,5	3,8	55,7	6,0	24,8	3,2
25. 4.	30,1	2,0	50,8	5,5	23,2	3,0
8. 5.	27,8	2,8	47,7	5,0	23,0	3,1
20. 5. IM	17,5	2,8	36,0	3,0	17,3	3,0
22. 5.					17,0	3,0

σ = Standardabweichung; FR = Fraßperiode; DI = Beginn der Diapause; P = Verpuppung; IM = Schlüpfen der Imagines.

Bei der Berechnung der veratmeten O_2-Menge pro Larvenzeit eines Tieres und Bodenfläche wurde dieser Mortalitätsfaktor jedoch berücksichtigt.

MOOK (1967) hat außerdem noch die Chalcidide Stenomalia liparae GIR. als prozentuell sehr häufigen Parasiten aus den Gallen erhalten. Diese Hymenoptere bewirkt den Tod der Larven noch während der Sommermonate, also in der Produktionsperiode und verändert dadurch die Biomasse des Wirtes wesentlich. Vom Neusiedler See ist diese Art aber nicht bekannt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

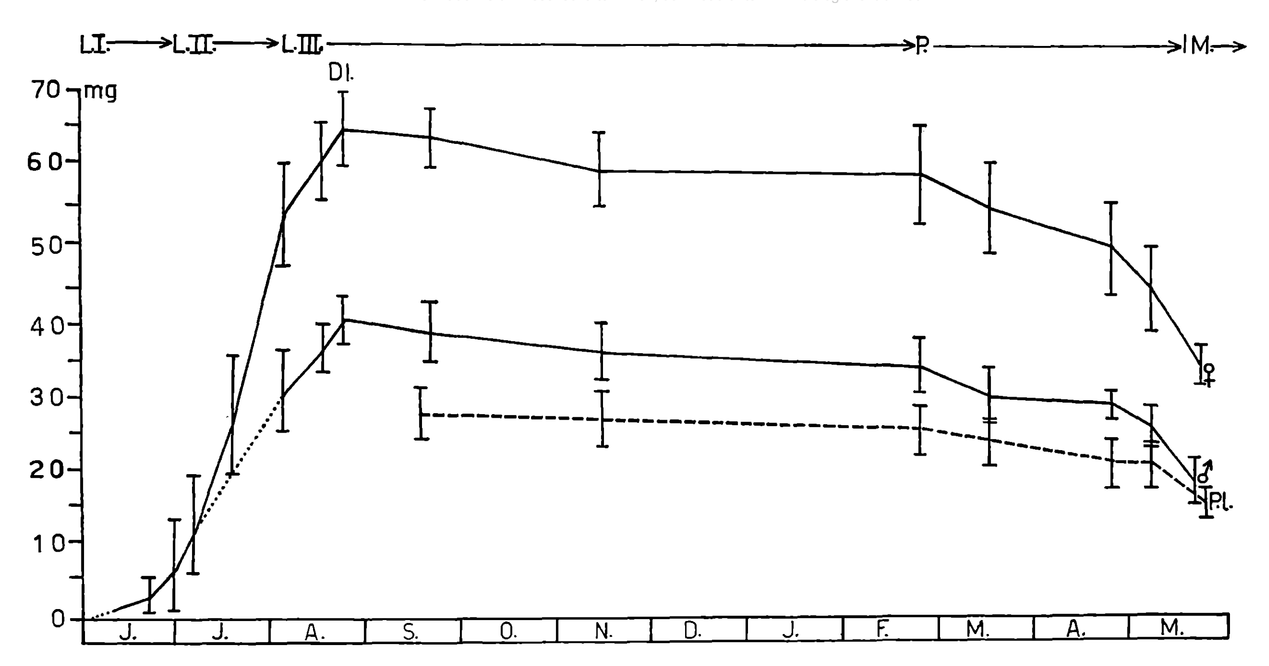


Abb. 32: Frischgewicht von Lipara lucens und Polemon liparae. Ordinate: Gewicht in mg; Abszisse: Jahreszeit in Monaten.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Somit steht also fest, daß nur Polemon liparae den einzig bedeutsamen Mortalitätsfaktor während der Produktionsperiode der Liparalarven darstellt, und zwar aus folgenden Gründen:

a) Die Eier und die frühen Larvenstadien sind biomassemäßig sehr gering und werden deshalb nicht berücksichtigt.

b) Die Mortalitätsrate durch Blaumeisenfraß beträgt nur 1,1% und betrifft lediglich diapausierende Larven.

c) Der Befall durch Senta maritima ist infolge seines äußerst niederen Prozentsatzes (0,5%) ebenfalls zu vernachlässigen.

d) Oft bilden ungünstige klimatische Bedingungen einen wesentlichen Mortalitätsfaktor, was beispielsweise an Hand der cecidogenen Fliege Utrophora jaceana verdeutlicht wird: 95% aller jungen Larven sterben infolge klimatischer Einflüsse, während nur 5% durch Parasitierung zugrunde gehen (VARLEY, 1947). Demgegenüber spielt die Witterung im Falle von Lipara lucens wahrscheinlich keine oder nur sehr geringe Rolle, während hingegen nach eigenen Erhebungen und den Angaben von MOOK (1967) die Parasitierung durch Polemon liparae 20—64% betragen kann.

c) Nahrungsaufnahme (Konsumation, C)

Die Feststellung der aufgenommenen Nahrungsmengen auf direktem Wege war bei Lipara lucens nicht möglich, weil 1. die Larven rein endophag leben und außerhalb der Galle kein Ersatzfutter annehmen und 2. die Anwendung von Radioisotopen technisch nicht durchführbar war.

Die Methode, mit Radioisotopen Pflanzen zu markieren, um den weiteren Weg der Energie zum Konsumenten zu verfolgen, ist eine vielversprechende Hilfe zur Klärung komplizierter Energiebewegungen innerhalb des Ökosystems. Es hätte aber komplizierter Versuchsanordnungen bedurft, um überhaupt sicher zu gehen, daß weder die Schilfpflanzen noch die Fliegenlarven durch die Isotopen geschädigt werden. Außerdem ist es möglich, daß ein Großteil der Radioisotope im pflanzlichen Gewebe gespeichert wird und nie zum Konsumenten gelangt. Zahlreiche, vergleichende Labor- und Freilanduntersuchungen wären zudem unbedingt notwendig gewesen und konnten daher im Rahmen dieser Arbeit nicht durchgeführt werden.

Die Formel $C = P + R + FU$ bietet aber die Möglichkeit, C zu berechnen, wenn die auf der rechten Seite der Gleichung stehenden Glieder bekannt sind. Normalerweise versucht man auch, C direkt zu bestimmen, um solcherart eine Kontrolle für die Fehlergrenzen der übrigen Messungen zu gewinnen. Da diese Kontrollmöglichkeit

im speziellen Fall wegfiel, wurde eine andere Methode der rechnerischen Prüfung von R und P gewählt (siehe S. 235).

Da die Berechnung von C aus der oben genannten Formel die Kenntnis von P, R und FU voraussetzt, sind zunächst die Ergebnisse der Ausarbeitung dieser Gleichungsglieder zu besprechen. C wird daher erst bei der „Diskussion" (siehe S. 234) berechnet.

d) Produktion (P)

Die Produktion ist die Kalorienmenge des organischen Materials, welche innerhalb einer bestimmten Zeit von den Mitgliedern einer Population (einschließlich des Energieverlustes durch Mortalität) unter Abzug des Gewichtsverlustes der Organismen durch Respiration zum Aufbau ihrer Biomasse verarbeitet wird (Petrusewicz, 1967).

Sie wird in Leben-Trockengewicht oder cal (Kcal) pro Zeiteinheit angegeben.

da) Frisch- und Trockengewicht:

Wie im Kapitel „Mortalität" (S. 214ff.) ausgeführt wurde, ist die Larvensterblichkeit im produktionsmäßig wichtigen Zeitraum von Anfang Juni bis Mitte September äußerst gering, weshalb die in regelmäßigen Zeitabständen erhobene Biomasse ohne Mortalitätsrechnung der Produktion gleichzusetzen ist. Das Körpergewicht wurde für die einzelnen Zensustermine aus 50—60 Tieren ermittelt, die Körperlänge aus 30—40. Die Messungen umfassen einen gesamten Entwicklungszyklus von Männchen, Weibchen und vergleichsweise der parasitischen Hymenoptere Polemon liparae Gir., da die Puparien parasitierter und bereits gestorbener Liparalarven besonders von nichtparasitierten männlichen Puppen nicht immer leicht zu unterscheiden sind (Tab. 5, 6, 7).

Die in den Tabellen 5, 6 und 7 wiedergegebenen Werte der Gewichts- und Längenveränderungen im Verlauf der Larvenzeit, illustrieren eindrucksvoll die auf Seite 214 vorweggenommene Behauptung, daß die Fraßperiode bereits zwischen Anfang und Mitte September beendet wird. Auch in graphischer Darstellung kommt dies klar zum Ausdruck (Abb. 32, 33).

db) Kaloriengehalt der Biomasse:

Die Umrechnung der im vorangegangenen Kapitel dargestellten mittleren Biomasse in Kalorien erfolgte in drei Schritten:

1. Ermittlung des organischen Gehaltes des Trockengewichtes = Trockengewicht—Aschengewicht.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 6. Mittleres Trockengewicht in mg

Zeit	Gew./mg/♂	± σ	Gew./mg/♀	± σ
22. 6.	0,17	0,1	0,17	0,1
1. 7.	0,54	0,3	0,54	0,3
7. 7.	0,85	0,4	0,85	0,4
18. 7.	—	—	1,30	0,8
8. 8.	2,00	1,0	3,49	1,4
15. 8.	2,38	0,8	3,90	1,3
22. 8.	2,67	0,7	4,15	1,1
20. 9.	4,99*)	0,5	9,32*)	1,1
15. 11.	5,35*)	0,4	—	—
25. 2.	5,80*)	0,4	9,64*)	0,7
15. 3.	5,17	0,3	9,15	0,7
25. 4.	4,94	0,3	8,31	0,6
8. 5.	4,56	0,2	7,82	0,4
20. 5.	2,87	0,2	5,90	0,3

*) Auffallende Gewichtszunahme, wahrscheinlich auf die chemische Bindung von Wasser im Gewebe zurückzuführen.

Tab. 7. Längenwachstum von Lipara lucens in mm

Zeit	Lg./mm/♂	± σ	Lg./mm/♀	± σ
22. 6.	1,5	1,1	1,5	1,1
1. 7.	3,0	1,9	3,0	1,9
7. 7.	5,1	1,3	5,1	1,3
18. 7.	10,4	0,9	11,5	1,2
8. 8.	10,9	0,8	12,2	1,2
15. 8.	11,0	0,8	12,6	1,2
20. 9.	11,3	0,8	12,9	1,3
15. 11.	11,3	0,9	12,7	1,0
25. 2.	11,2	0,9	12,6	1,1
15. 3.	11,1	0,6	12,5	1,0
8. 5.	10,9	0,4	12,1	0,6

2. Berechnung des Kaloriengehaltes/mg organ. Substanz =

$$\frac{\text{Gesamtkaloriengehalt der Probe}}{\text{organischer Gehalt des Trockengewichtes}}$$

3. Berechnung des Kaloriengehaltes/Tier (mittleres Trockengewicht) = Kaloriengehalt/mg organische Substanz × mittleres Trockengewicht. Für die Messungen wurden nur Larven und Puppen verwendet, die Resultate der Auswertungen sind in den Tab. 8, 9, 10 wiedergegeben.

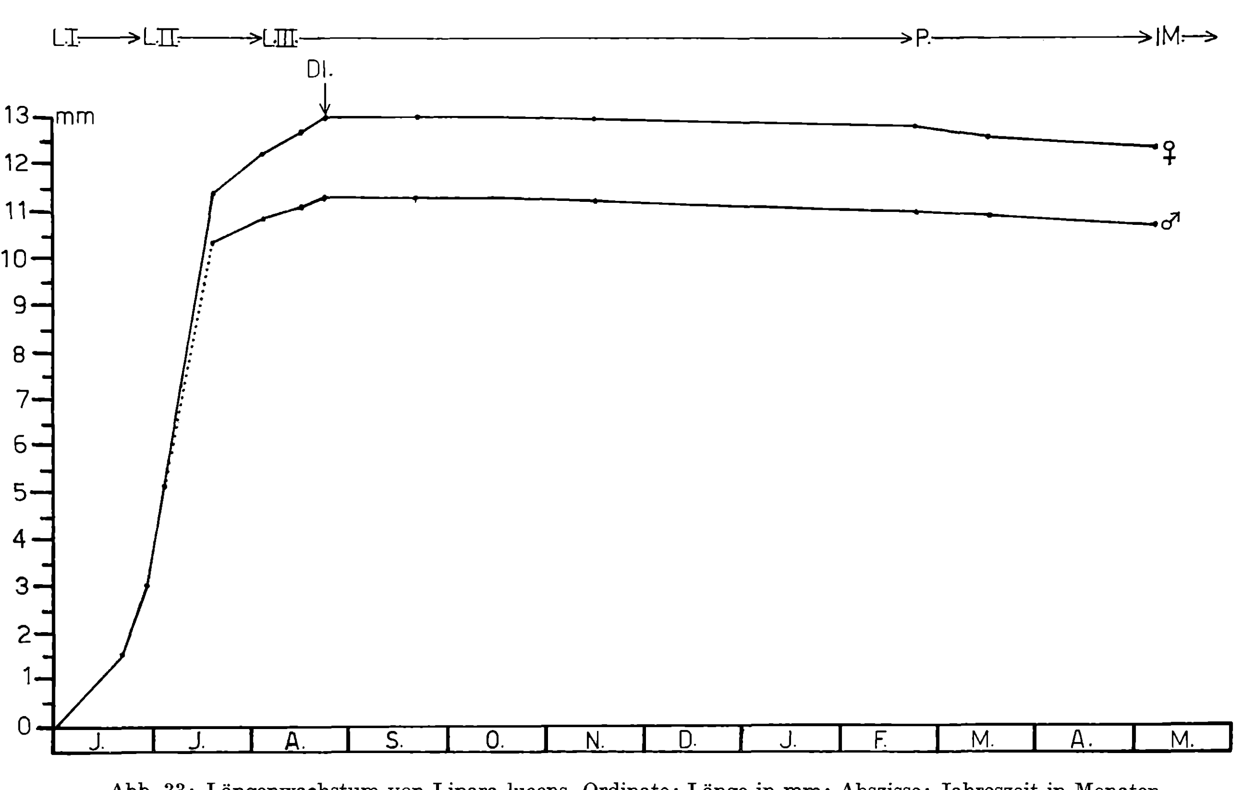


Abb. 33: Längenwachstum von Lipara lucens. Ordinate: Länge in mm; Abszisse: Jahreszeit in Monaten.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 8. Kalorimetrische Probenauswertung verschiedener Größenklassen

Größenklasse in mg	Frischgewicht gesamt, in mg	Trockengewicht gesamt, in mg	Aschengehalt in mg	Organ. Gehalt des Trockengewichtes in mg	Kaloriengehalt gesamt, in cal	Kaloriengehalt (cal) pro mg organ. Subst.
0—10 FR	93,37	10,67	0,08	10,59	41,608	3,899
10—20	269,10	14,25	0,05	14,20	40,513	2,843
20—30	154,30	44,90	0,45	44,45	133,037	5,551
30—40	780,10	99,60	0,16	99,44	108,127	5,076
40—50	—	—	—	—	—	6,330
50—60	331,90	63,25	0,26	62,99	288,248	4,576
60—70	—	—	—	—	—	6,459
20—30 DI	—	—	—	—	—	4,402
30—40	189,00	48,98	0,38	48,60	104,295	5,043
40—50	211,90	36,35	0,16	36,19	219,539	6,066
50—60	110,40	18,99	0,22	18,77	96,630	4,836
60—70	331,70	47,31	0,44	46,87	254,041	5,364
20—30 P	26,70	7,02	0,04	6,98	43,798	3,974
30—40	—	—	—	—	—	3,445
40—50	423,90	33,50	0,36	33,14	159,317	4,867

Tab. 9. Kaloriengehalt in cal pro mg organischer Substanz, in Abhängigkeit von den drei Hauptperioden der Entwicklung

Gewichtsklasse in mg	Fraßperiode FR	Diapause DI	Puppenstadium P
0—10	3,899	—	—
10—20	2,843	—	—
20—30	5,551	4,402	3,974
30—40	5,076	5,043	3,445
40—50	6,330	6,066	4,867
50—60	4,576	(4,836)	—
60—70	6,459	—	—

Tab. 10. Kaloriengehalt pro Tier im Laufe der Entwicklung, gemessen in cal

Zeit	cal/Tier/♂	cal/Tier/♀
22. 6. FR	0,674	0,674
1. 7.	2,105	2,105
7. 7.	2,416	2,416
18. 7.	—	9,603
8. 8.	10,152	14,961
15. 8.	12,086	17,832
22. 8.	13,578	26,785
20. 9. DI	27,000	48,986
15. 11.	21,983	—
25. 2. P	21,031	46,633
15. 3.	20,529	44,153
25. 4.	19,616	40,445
8. 5.	18,117	38,059

Graphisch sind die Ergebnisse der Tab. 10 in Abb. 34 dargestellt.

dc) Höhe der Biomasse in zwei Zonen des Ruster Schilfgürtels:

Auch die Kenntnis der Verteilung einer Population innerhalb ihres Lebensraumes ist unbedingt notwendig, will man ihre Dynamik genau erfassen. Deshalb müssen als Grundvoraussetzungen bekannt sein 1. die zahlenmäßige Verteilung im Untersuchungsgebiet pro m² Bodenfläche, 2. das Verhältnis der Geschlechter

Tab. 11. Biomasse pro m² in den Zonen R. I und R. II im Verlaufe des Jahres

Zeit	R. I cal/m²	R. II cal/m²
22. 6.	2,02	0,67
1. 7.	6,31	2,10
7. 7.	7,25	2,42
8. 8.	37,67	12,55
15. 8.	44,88	14,96
22. 8.	60,54	20,18
20. 9.	113,98	37,99
25. 2.	101,49	33,83
15. 3.	97,02	32,34
25. 4.	90,09	30,03
8. 5.	84,26	28,09

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

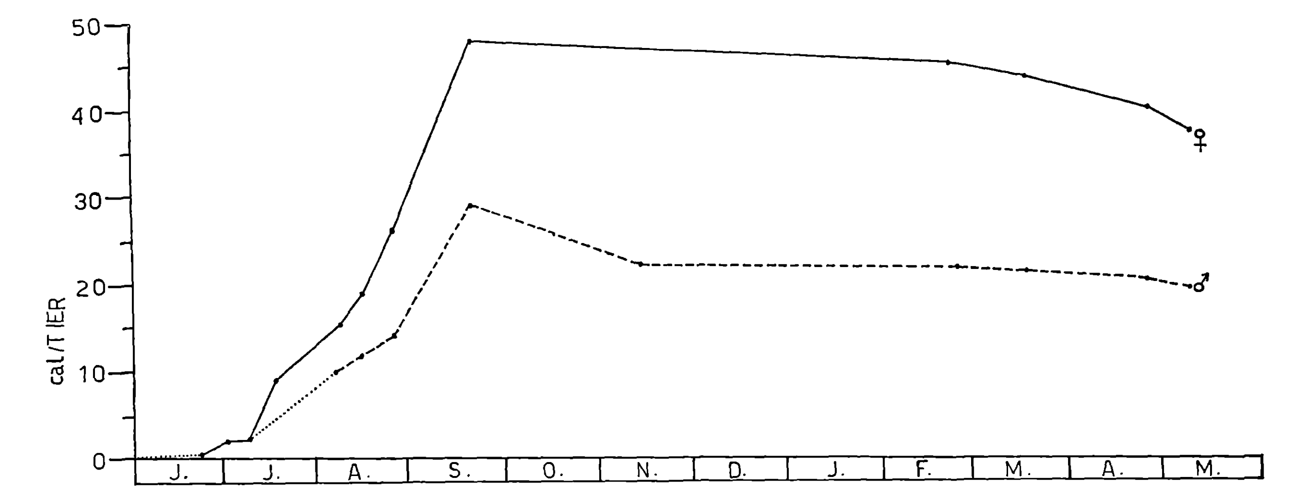


Abb. 34: Kaloriengehalt in cal pro Tier im Laufe der Entwicklung. Ordinate: cal/Tier; Abszisse: Jahreszeit in Monaten.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

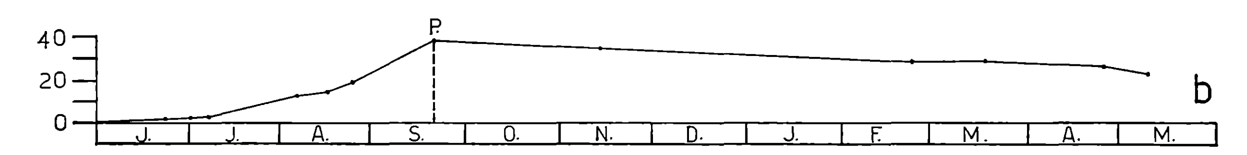


Abb. 35: Kaloriengehalt in cal pro m² Bodenfläche in zwei Zonen des Ruster Schilfgürtels. a) Zone R. I; b) Zone R. II; P = frühester zeitlicher Termin zur Erkennung parasitierter Larven (20. 9.); Ordinate: cal/m² in R. I bzw. R. II; Abszisse: Jahreszeit in Monaten.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

(♂:♀ = 1:1) und 3. die eventuelle Mortalitätshöhe, als Reduktionsfaktor der Biomasse (S. 218).

Tab. 11 und Abb. 35 zeigen die Verteilung der in cal umgerechneten Biomasse in den Randzonen des Ruster Schilfgürtels, R. I und R. II.

e) Atmung (Respiration, R)

Unter Respiration versteht man die Energiemenge, die Organismen zur Aufrechterhaltung ihres Lebens benötigen (KACZMAREK, 1967). Sie bewegt sich im Laufe des Lebens nicht immer in gleicher Höhe, sondern schwankt mit den einzelnen Entwicklungsstadien, Aktiv- oder Ruheperioden, der Umgebungs- und Adaptionstemperatur und oft auch mit dem Geschlecht.

ea) Sauerstoffverbrauchsmessungen an *Lipara lucens*:

Der Sauerstoffbedarf der Versuchstiere wurde von den Laborbedingungen 10° und 20°C auf die langjährigen Monatsmitteltemperaturen des Freilandes — in diesem Falle Neusiedl am nördlichen Seeufer — umgerechnet (Tab. 12), wobei angenommen wurde, daß die Temperaturabhängigkeit des Sauerstoffverbrauches im fraglichen Temperaturbereich einigermaßen linear verläuft.

Tab. 12. Langjährige Monatsmitteltemperaturen von Neusiedl/See und vergleichsweise einige Werte von Rust, die wegen ihrer Unvollständigkeit nicht verwendet wurden.

	J.	F.	M.	A.	M.	J.	J.	A.	S.	O.	N.	D.
Neusiedl	—1,9	—0,1	4,7	10,2	15,0	18,4	20,5	19,8	16,4	10,1	5,1	0,1
Rust	—1,3	—	—	10,2	—	18,4	20,2	19,8	16,4	10,1	5,1	—

In Tab. 13 sind die Werte für den Sauerstoffverbrauch der Larven und Puppen zusammengestellt, während Tab. 14 den starken Anstieg der Respiration schlüpfender Tiere zeigen. Die graphische Wiedergabe findet sich in den Abb. 36 und 37 bzw. 38 und 39.

Auffallend sind an den Werten des Sauerstoffverbrauches die Unterschiede bei Männchen und Weibchen während der einzelnen Entwicklungsstadien sowie die Gleichförmigkeit des Sauerstoffverbrauches in den Wintermonaten.

Ordnungsmäßig fügen sich die gemessenen Werte gut in die für andere Insekten ermittelten Angaben bezüglich ihres Sauerstoff-

Tab. 13. Sauerstoffverbrauch männlicher und weiblicher Larven und Puppen (Mittelwerte), N = 4—20 Tiere pro Messung

Zeit	mm^3 O_2/h/mg ♂	mm^3 O_2/h/mg ♀	mm^3 O_2/h/Tier ♂	mm^3 O_2/h/Tier ♀
7. 6. FR	0,754	0,754	0,754	0,754
20. 6.	0,744	0,744	2,009	2,009
26. 6.	0,702	0,702	2,878	2,878
7. 7.	0,520	0,520	6,916	6,916
12. 7.	0,489	0,489	8,606	8,606
18. 7.	—	0,383	—	10,341
29. 7.	0,332	0,297	8,632	13,068
4. 8.	—	0,125	—	6,375
8. 8.	—	0,099	—	5,395
15. 8.	0,135	—	5,022	—
18. 8.	—	0,088	—	5,192
4. 9.	0,123	0,080	4,920	5,120
20. 9. DI	0,113	0,069	4,384	4,375
17. 12.	0,090	0,048	3,190	2,832
4. 2.	—	0,074	—	4,366
25. 2. P	0,120	0,100	4,248	5,890
4. 3.	—	0,050	—	2,850
15. 3.	—	0,057	—	3,175
17. 3.	0,076	—	2,318	—
2. 4.	—	0,050	—	2,625
14. 4.	—	0,037	—	1,905
22. 4.	0,100	0,050	3,000	2,530
5. 5.	0,352	0,230	9,100	11,040

Tab. 14. Respiration schlüpfender männlicher und weiblicher Puppen (gemessen an 6 Männchen und 7 Weibchen)

Zeit	mm^3 O_2/h/mg ♂	mm^3 O_2/h/mg ♀	mm^3 O_2/h/Tier ♂	mm^3 O_2/h/Tier ♀
9. 5.	1,872 IM	—	50,918 IM	—
11. 5.	—	1,437 IM	—	58,917 IM
12. 5.	0,897	0,550	21,528	22,275
19. 5.	0,550	0,244	10,175	8,784
22. 5.	0,545	0,235	9,265	8,343

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

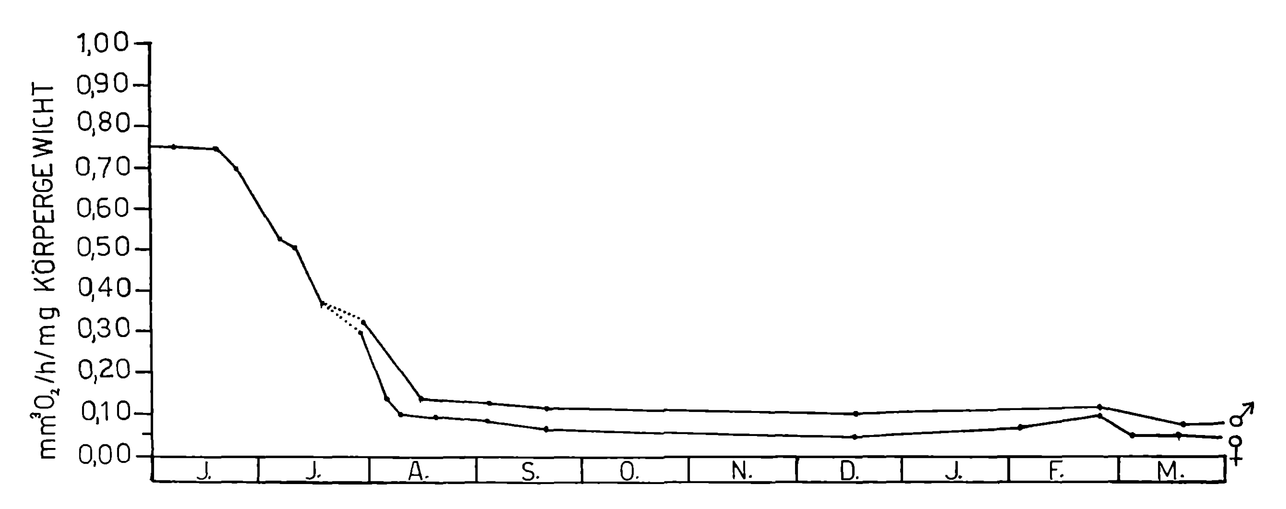


Abb. 36: Respiration männlicher und weiblicher Larven und Puppen. Ordinate: mm³ O_2/h·mg Körpergewicht; Abszisse: Jahreszeit in Monaten.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

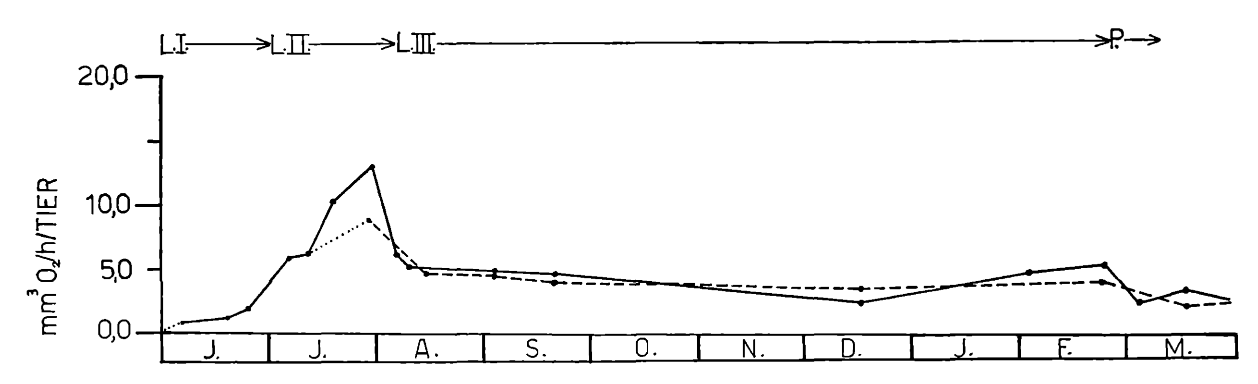


Abb. 37: Respiration männlicher und weiblicher Larven und Puppen. Ordinate: mm^3 O_2/h·Tier; Abszisse: Jahreszeit in Monaten.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

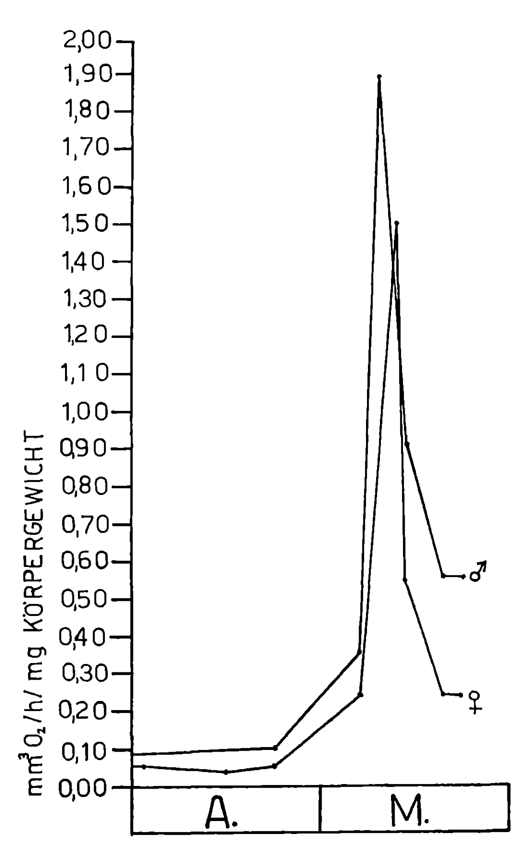


Abb. 38: Respiration schlüpfender männlicher und weiblicher Puppen. Ordinate: mm^3 O_2/h·mg Körpergewicht; Abszisse: Monate April und Mai.

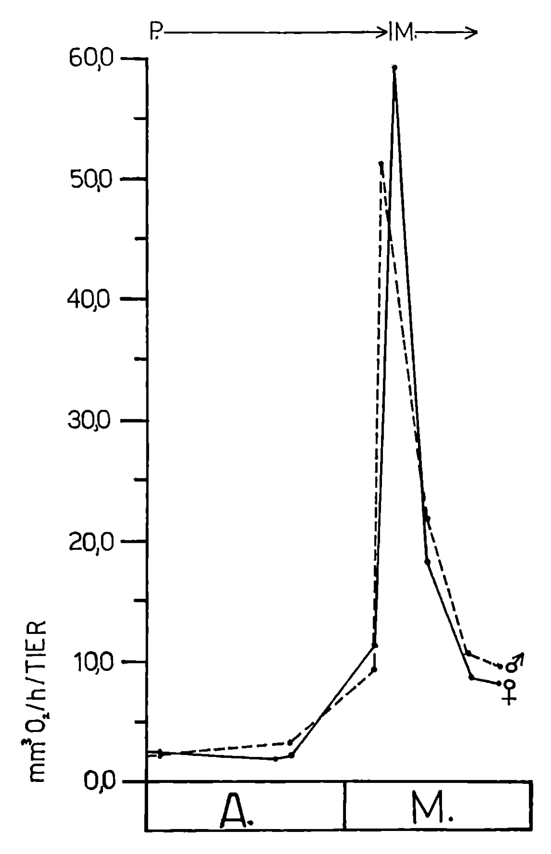


Abb. 39: Respiration schlüpfender männlicher und weiblicher Puppen. Ordinate: $mm^3\ O_2/h \cdot$Tier; Abszisse: Monate April und Mai.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

verbrauches. Als Vergleich seien diesbezüglich einige Angaben gemacht:

Larve von Trogoderma granarium Everts (Coleopt.): 5,55 mm³ O_2/h/mg (BURGES, 1960).

Prepupa von Croesus septentrionalis L. (Dipt.): 0,55 mm³ O_2/h/mg (KOZHANTSHIKOV, 1938).

Pupa von Pristiphora erichsonii HTG. (Dipt.): 0,16 mm³ O_2/h/mg (McDONALD & BROWN, 1952).

Pupa von Phalera bucephala L. (Lepidopt.): 0,01 mm³ O_2/h/mg ♂ und ♀ Pupa von Trogoderma granarium EVERTS (Coleopt.) kurz vor dem Schlüpfen: 0,91 bzw. 1,60 mm³ O_2/h/mg (BURGES, 1960).

eb) Kaloriengehalt der Respiration:

Mit Hilfe des oxykalorischen Koeffizienten ist es nun möglich, die veratmeten Sauerstoffmengen in Kalorien umzurechnen. Dieser Umrechnungsfaktor gilt für einen respiratorischen Koeffizienten von $CO_2 : O_2 = 0,8$, wobei 4,8 ml O_2 einer kleinen Kalorie entsprechen (BLADERGROEN, 1955).

Führt man diese Umrechnung durch, so ergibt sich folgendes Bild:

O_2-Verbrauch in cal/Tier (Fraßzeit, Anfang VI bis Mitte IX): männliche Larven: 5,82 cal; weibliche Larven: 10,29 cal.

O_2-Verbrauch in cal/Tier (Diapause—Schlüpfen, IX bis Mitte V): männliche Larven und Puppen: 7,69 cal; weibliche Larven und Puppen: 8,33 cal.

O_2-Verbrauch in cal/Tier gesamt (Anfang VI bis Mitte V): Männchen: 13,51 cal; Weibchen: 18,62 cal.

O_2-Verbrauch in cal/Fraßperiode und m²: Zone R. I: 25,66 cal; Zone R. II: 8,55 cal.

O_2-Verbrauch in cal/Entwicklungsdauer und m²: Zone R. I: 43,39 cal (mit Berücksichtigung der Mortalität); Zone R. II: 14,48 cal (mit Berücksichtigung der Mortalität).

f) nicht assimilierte Nahrung (Faeces und Urin, FU)

Ein Großteil der aufgenommenen Nahrung wird vom Organismus in Form von Faeces, Urin und anderen Exkreten unverwertet wieder ausgeschieden (z. B. Zucker im Harn). Je nach Menge und Qualität des Futters sowie Art und Größe des Tieres sind dies 25—90%, hauptsächlich bestehend aus Faeces. Herbivore Evertebraten assimilieren nur 25—35% der Nahrung, bei pflanzenfressen-

den Insekten dürften die Verhältnisse ähnlich liegen (KLEKOWSKI, PRUS & ZYROMSKA-RUDZKA, 1967).

Bei endophagen Insekten, wie es auch die Larven von Lipara lucens sind, ist nichts über die Nahrungsverwertung bekannt, zudem ist es schwierig, die Gesamtmenge der Faeces einzusammeln, eine Kontrolle der Faecesproduktion in regelmäßigen Zeitabständen überhaupt unmöglich. Im speziellen Fall mußte man zur Auswertung des Energiegehaltes auf die Faeces des Larvenstadiums I verzichten, da die Gallen in fast allen Fällen auch von anderen Insektenlarven bewohnt werden, die, wie das erste Larvenstadium von Lipara lucens, gleichfalls über dem Vegetationskegel leben. Dieser Grund verhindert eine spezifische Trennung der äußerst kleinen Faecesmengen. Wäre es theoretisch möglich gewesen, hätte es einer sehr großen Anzahl von Aufsammlungen bedurft, um die Mindestgewichtsmengen für die Kalorimeter zu erreichen.

Berücksichtigt wurden daher nur die Faeces des II. und III. Larvenstadiums, die man leicht aus den Gallenkammern unterhalb der Vegetationskegeln sammeln konnte. Unterschiede zwischen den Faecesmengen von männlichen und weiblichen Larven waren nicht zu erkennen. Ein Vergleich zwischen dem Faecestrockengewicht unparasitierter und von Polemon liparae befallener Larven ergab nur geringe Mengenunterschiede, weshalb die bereits auf S. 215 ausgesprochene Behauptung, daß dieser häufige Parasit die Wirtspopulation während der Fraßperiode nicht schädigt, wohl gerechtfertigt scheint (Tab. 15).

Tab. 15. Faecesmenge und Kaloriengehalt der Faeces der Larvenstadien II und III.

Probenzahl	Frischgewicht/mg		Trockengewicht mg	Energiegehalt cal/mg
	pro Tier	gesamt		
unparasitiert 126	2,15 ± 0,26	270,90	239,34	4,71
parasitiert 110	2,12 ± 0,20	—	—	—

4. Diskussion

a) Energieumsatz in der Fraßperiode

Die Ausarbeitung von P, R und FU in den vorausgehenden Kapiteln gestattet nun die Berechnung der aufgenommenen Nahrungsmenge C nach der Formel $C = P + R + FU$.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Bedeutung der Symbole sei nochmals kurz wiederholt:

C = während der Fraßperiode aufgenommene Nahrung (Anfang Juni bis Mitte September).

P = Biomasse, da der Population während der Fraßperiode keine nennenswerte Schädigung durch Mortalität widerfährt.
R = Sauerstoffverbrauch.
FU = Faecesproduktion während der Fraßperiode.

aa) Berechnung pro Tier:
Männliche Larven:
P = 27,00 cal (S. 223, Tab. 10)
R = 5,82 cal (S. 232 unten)
FU = 10,13 cal = 23% der Nahrung (S. 233, Tab. 15)
C = P + R + FU = 27,00 + 5,82 + 10,13 = 42,95 cal

Weibliche Larven:
P = 48,98 cal (S. 223, Tab. 10)
R = 10,29 cal (S. 232 unten)
FU = 10,13 cal = 14% der Nahrung (S. 75, Tab. 15)
C = P + R + FU = 48,98 + 10,29 + 10,13 = 69,40 cal

ab) Berechnung pro m² Bodenfläche
Zone R. I:
P = 113,98 cal (S. 223, Tab. 11)
R = 25,66 cal (S. 232 unten)
FU = 30,39 cal
C = P + R + FU = 113,98 + 25,66 + 30,39 = 170,03 cal

Zone R. II:
P = 37,99 cal (S. 223, Tab. 11)
R = 8,55 cal (S. 232 unten)
FU = 10,13 cal
C = P + R + FU = 37,99 + 8,55 + 10,13 = 56,67 cal

Aus diesen Berechnungen geht hervor, daß die Weibchen als Larven rund 70, die Männchen rund 40 cal dem Schilf entnehmen und die Schädigung der Primärproduktion in R. I dreimal so hoch ist, als in R. II.

Diese Kalorienwerte geben nur an, was das Tier an Nahrung aufnimmt, sagen aber nichts über die eigentliche Beeinflussung der Primärproduktion, weil es sich in diesem Fall eines Gallenbildners um tiefgreifende morphologische Veränderungen (Verkleinerung

der assimilierenden Fläche, Abwandlung der Pflanzenmorphologie, Verhinderung des Blüten- und Fruchtansatzes) handelt. Da zahlreiche Schilfstengel aus einem Rhizom entsprießen, ist es auch unmöglich, die Schädigung der Pflanzen durch Kalorimetrieren abzuschätzen, da bei Phragmites comm. der ins Rhizom geleitete Anteil des Assimilatenstromes unbekannt ist.

b) Kontrolle für die Richtigkeit der Meßwerte

Die Unmöglichkeit, die aufgenommene Nahrungsmenge C direkt zu bestimmen, bedeutet natürlich eine gewisse Unsicherheit hinsichtlich der Exaktheit des indirekt ermittelten Wertes. Glücklicherweise bietet der übersichtliche Lebenslauf der Liparalarven die Möglichkeit, auf andere Weise die Verläßlichkeit der Werte von P und R zu prüfen.

Dadurch, daß die Fraßperiode Mitte September zu Ende ist und Faeces nur bis zu diesem Zeitpunkt abgegeben werden, ergibt sich als Folgerung, daß der Kalorienverlust der diapausierenden Larven zwischen 20. 9. und dem 5. 5. des folgenden Jahres nur durch die veratmete Energiemenge hervorgerufen sein kann. Die in dieser Zeitspanne veratmeten Kalorien müssen der Differenz des Kaloriengehaltes der Tiere am Beginn und Ende dieser Zeitspanne entsprechen.

Männchen:

Mittleres Gewicht in cal am 20. 9. $= P_1 = 27{,}00$
Mittleres Gewicht in cal am 5. 5. $= P_2 = 18{,}12$
O_2-Verbrauch in cal am 20. 9.—5. 5. $= R_d = 7{,}69$
$R_d = P_1 - P_2$, daraus folgt:

$$P_1 = P_2 + R_d$$
$$27{,}00 = 18{,}12 + 7{,}69$$
$$\underline{\underline{27{,}00 = 25{,}81 \text{ cal}}}$$

Weibchen:

Mittleres Gewicht in cal am 20. 9. $= P_1 = 48{,}99$
Mittleres Gewicht in cal am 5. 5. $= P_2 = 38{,}06$
O_2-Verbrauch in cal am 20. 9.—5. 5. $= R_d = 8{,}33$
$R_d = P_1 - P_2$, daraus folgt:

$$P_1 = P_2 + R_d$$
$$48{,}99 = 38{,}06 + 8{,}33$$
$$\underline{\underline{48{,}99 = 46{,}39 \text{ cal}}}$$

Abschließend kann daher gesagt werden, daß auf Grund des ausgezeichneten Ergebnisses dieser Prüfung, die ermittelten Kalorienwerte für P und R und damit der Berechnung von C gut gesichert erscheinen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

IV. Zusammenfassung

1. Diese Arbeit analysiert a) die Einwirkungen der Gallenbildung auf das Wachstum von Phragmites communis TRIN., b) die Biologie der cecidogenen Fliege Lipara lucens MG. (Chloropidae) und der Gallenmitbewohner sowie die Larvenmorphologie und c) die Sekundärproduktion der Lipara-Larven.

2. Die Messungen wurden im Labor des II. Zoologischen Institutes der Universität Wien und im Freiland durchgeführt. Das Untersuchungsgebiet liegt 500 m nördlich der Stadt Rust am Westufer des Neusiedler Sees. Die lokalen Arbeitsstellen lagen im landseitigen Rand des Schilfgürtels, R. I, die feuchten Vorschilfwiesen, mit schwach entwickelter Schilfvegetation und R. II, der „trockene Rohrwald", mit teilweise dichten Schilfbeständen. Eine genaue Beschreibung des Ruster Schilfgürtels findet sich bei IMHOF (1966).

3. Es wurde die Halmzahl pro m² und die Höhe des normalwüchsigen und befallenen Schilfes in den einzelnen Zonen gemessen. Es zeigt sich, daß die gallentragenden Halme um rund 40% niedriger bleiben als die normal gewachsenen.

R. I:

Normalwüchsiges Schilf, Zahl der gemessenen Halme: 1618
(Ende der Vegetationsperiode) $129 \pm 53{,}0$ cm
Parasitiertes Schilf, Zahl der gemessenen Halme: 820
(Ende der Vegetationsperiode) $90 \pm 50{,}2$ cm

R. II:

Normalwüchsiges Schilf, Zahl der gemessenen Halme: 2168
(Ende der Vegetationsperiode) $166 \pm 63{,}2$ cm
Parasitiertes Schilf, Zahl der gemessenen Halme: 215
(Ende der Vegetationsperiode) $95 \pm 49{,}2$ cm

4. Das Längenwachstum der befallenen Halme ist mit dem Beginn der Gallenbildung abgeschlossen (Zerstörung des Vegetationskegels durch die Larven). Diese setzt Mitte Juni ein und endet zwischen Mitte und Ende Juli, wenn die Gallen ihre volle Größe erreicht haben. Auffallend ist das starke Mark- und Parenchymwachstum im Inneren. Im Parenchymteil fehlen an den Nodien die trennenden, horizontalliegenden Septen. Mit zunehmender Gallengröße verändert sich das Rindenparenchym unter dem Vegetationskegel und bildet sich zu einem dicken Steinzellengewebe um (REYNVAAN und DOCTERS VAN LEEUWEN, 1906).

5. Auffallend ist der Befall am landseitigen Schilfgürtelrand, während in den seewärts gelegenen Gebieten keine Gallen zu finden

sind. Die Ursache bildet die Bevorzugung bestimmter Halmhöhen zur Eiablage. Das Befallsmaximum liegt zwischen 75 und 100 cm Höhe. Schilfstengel geeigneter Höhe wachsen hauptsächlich in der Zone R. I, die infolge fehlenden Wasserstandes den Pflanzen suboptimale Entwicklungsbedingungen bietet. MOOK (1967) gibt nur die Halmdicke als einen die Eiablage stimulierenden Faktor an. Eigene Untersuchungen haben gezeigt, daß Halmhöhe und Dicke parallel verlaufen und somit der Gesamtentwicklungszustand der Halme wichtig sein dürfte.

7. Die für eine Bestimmungstabelle der einzelnen Stadien wichtigsten Merkmale, ,,Gesichtsmaske", Pharyngealgerüst, Vorder- und Hinterstigmen, werden erstmalig beschrieben und abgebildet.

8. Sämtliche, in der Literatur erwähnten Parasiten und Gallenmitbewohner werden in der Arbeit zusammengefaßt. Ihre Biologie wird durch eigene Beobachtungen ergänzt. Zwei neue Parasiten der Liparalarven werden angeführt, nämlich Scambus phragmitidis PERKINS und Exeristes arundinis KRIECHB. (beide Ichneumonidae, Hym.).

Aus den Puppen der gallenbewohnenden Fliege Haplegis flavitarsis MG. (Chloropidae) wurden zwei bisher unbekannte Parasiten gezüchtet: Clytina giraudi ERD. (Signiphoridae, Hym.) und eine möglicherweise neue Art, Centrodora sp. (?) nova, nahe C. amoena FÖRST. (Aphelinidae, Hym.). Letzterer Parasit schlüpfte auch aus den Eiern der Heuschrecke Conocephalus fuscus FABR.

Eine seit GIRAUD (1863) nicht mehr gefundene Apide, Osmia leucomelaena K., wurde in zwei Exemplaren aus einer zweijährigen Galle gezogen, ebenso eine aus Liparagallen bisher unbekannte Grabwespenart, Cemonus lethifer SHUCK, f. fabricii MÜLL.

9. Die Bestimmung des Energieumsatzes der Larven und Puppen erfolgte methodisch mit zwei verschiedenen Kalorimetertypen, mehreren volumetrischen Plexiglasrespirometern unter Verwendung des oxykalorischen Koeffizienten, 4,8 ml $O_2 = 1$ cal (BLADER-GROEN, 1955).

10. Mortalitätsfaktoren, die während der Fraßperiode die Produktionshöhe der Lipara-Larven schmälern könnten, fallen aus, weshalb die Biomasse als Produktion bezeichnet werden kann. Berücksichtigung fand lediglich die Sterblichkeitsrate der Tiere infolge der Parasitierung durch Polemon liparae (Braconidae, Hym.), die sich allerdings erst im Herbst, nach Beginn der Diapause, bemerkbar macht.

©Akademie d. Wiss. Wien; download unter www.biologiezentrum.at

11. Eine Bestimmung der aufgenommenen Nahrung (C) war zwar methodisch nicht möglich (endophage Lebensweise der Larven), konnte aber mittels der Formel $C = P + R + FU$ infolge Kenntnis der übrigen Glieder der Gleichung ermittelt werden.

Männliche Larven: $\underline{C = 42{,}95 \text{ cal}}$

Weibliche Larven: $\underline{C = 69{,}40 \text{ cal}}$

pro m² Bodenfläche, Zone $\underline{\text{R. I: } C = 170{,}03 \text{ cal}}$

$\underline{\text{R. II: } C = 56{,}67 \text{ cal}}$

12. Die Energiemenge der Produktion (P) (in diesem Falle der Biomasse) lautet am Ende der Fraßperiode: ♂: $\underline{P = 27{,}00 \text{ cal}} = P_1$

♀: $\underline{P = 48{,}98 \text{ cal}} = P_1$

vor dem Schlüpfbeginn: ♂: $\underline{P = 18{,}12 \text{ cal}} = P_2$

♀: $\underline{P = 38{,}06 \text{ cal}} = P_2$

pro m² Bodenfläche, Zone R. I: $\underline{C = 113{,}98 \text{ cal}}$

R. II: $\underline{C = 37{,}99 \text{ cal}}$

13. Respiration (R) innerhalb der Fraßperiode, umgerechnet auf langjährige Freilandtemperaturen: ♂: $\underline{R = 5{,}82 \text{ cal}}$

♀: $\underline{R = 8{,}33 \text{ cal}}$

innerhalb der Diapause und Puppenruhe: ♂: $\underline{R = 7{,}69 \text{ cal}}$

♀: $\underline{R = 8{,}33 \text{ cal}}$

pro m² Bodenfläche (Fraßperiode), Zone R. I: $\underline{R = 25{,}66 \text{ cal}}$

R. II: $\underline{R = 8{,}55 \text{ cal}}$

pro m² Bodenfläche pro Entwicklungsdauer,
Zone R. I: $\underline{R = 43{,}99 \text{ cal}}$

R. II: $\underline{R = 14{,}66 \text{ cal}}$

14. Infolge technischer Schwierigkeiten konnten nur die Faeces (F) der beiden letzten Larvenstadien gemessen werden.

Energiegehalt pro mg Trockengewicht: $\underline{4{,}71 \text{ cal}}$

Faecesproduktion pro Tier: $\underline{2{,}15 \pm 0{,}26 \text{ mg}}$

Energiegehalt pro Tier: $\underline{10{,}13 \text{ cal}}$

Die Auswertung der Nahrung ist recht gut, da nur 23% des gesamten aufgenommenen Futters unverwertet als Faeces wieder ausgeschieden werden.

15. Die Messungen wurden auf ihre Richtigkeit hin kontrolliert, mit der Annahme, daß die Energiemengen der Respiration während der Diapause und Puppenruhe die Differenz zwischen dem Energiegehalt der Biomasse am Ende der Fraßperiode und dem Ende der Puppenruhe ist.

V. Literaturverzeichnis

BACHALOWSKY, A. & L. MESNIL (1935/36): Les Insectes nuisibles aux plantes cultivées, Bd. I und II, Paris.

BERGMANN, A. (1951): Die Großschmetterlinge Deutschlands. (Unter besonderer Berücksichtigung der Formenbildung, der Vegetation und der Lebensgemeinschaften in Thüringen.) Band 4/2, Urania-Verlag GmbH., Jena.

BLADERGROEN, W. (1955): Einführung in die Energetik und Kinetik biologischer Vorgänge. Werf & Co., Basel.

BLAIR, K. G. (1932): Some notes on the galls of Lipara lucens. Ent. Mo. Mag. Band 68, 10—13.

BOLWIG, N. (1946): Senses and Sense Organs of the Anterior End of the House Fly Larvae. Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren. Band 109, 81—228.

BRAUER, A. (1910): Die Süßwasserfauna Deutschlands. Heft 2 A: Diptera, Band I, G. Fischer, Jena.

BRAUER, F. (1883): Die Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien III. Systematische Studien auf Grundlage der Dipterenlarven nebst einer Zusammenstellung von Beispielen aus der Literatur über dieselben und Beschreibung neuer Formen. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Cl., Band 47, 1—100.

PROSSER, C. L. & F. A. BROWN JR. (1962): Comperative Animal Physiology. W. B. Sounders Company, Philadelphia—London.

BUHR, H. (1965): Bestimmungstabellen der Gallen (Zoo- und Phytocecidien) an Pflanzen Mittel- und Nordeuropas. Band I und II, G. Fischer, Jena.

BURGES, H. D. (1960): Studies on the Dermestid beetle Trogoderma granarium Everts. — IV. Feeding, Growth and Respiration with particular reference to diapause Larvae. J. Ins. Phys. Band 5, 317—334.

COLLIN, J. E. (1932): The British species of the Genus Haplegis (Diptera, Chloropidae), with description of a new species. Ent. Mo. Mag. Band 68, 112—113.

DUDA, O. (1933): Chloropidae, in LINDNER, E., Die Fliegen der Paläarktischen Region, Band 61. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

FÊRON, M. (1962): L'instinct de reproduction chez la mouche méditerranéenne des fruits Ceratitis capitata Med. (Dipt. Trypetidae): comportement sexuel-comportement de ponte. Rev. Path. veg. Ent. agric. Fr., Band 41, 5—129.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Frew, J. G. H. (1923): On the larval Anatomy of the Gout-fly of Barley (Chlorops taeniopus Mg.) and two Related Acalyptrate Muscidae, with notes on their Winter Host Plants. Proc. Zool. Soc. London 1923, 783—821.

Giraud, J. (1863): Mémoire sur les insectes qui vivent sur le Roseau commun (Phragmites communis Trin.) et plus spécialement sur ceux de l'ordre des Hymenoptères. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, Band 13, 1251 bis 1288.

Hennig, W. (1935): Der Filterapparat im Pharynx der Cyclorhaphenlarven und die biologische Deutung der Madenform. Zool. Anz. Band 111, 131—135.

— (1943): Die Larve von Haplegis nigritarsis Duda (Chloropidae). Arb. physiol. angew. Ent. Band 10, 117—123.

— (1952): Die Larvenformen der Dipteren, Band I und III. Akademie Verlag, Berlin.

Höppner, H. (1901): Über die Bauten der Biene Prosopis kriechbaumeri Först. Allgem. Zeitschr. f. Ent. Band 6, 291.

Imhof, G. (1966): Ökologische Gliederung des Schilfgürtels am Neusiedler See und Übersicht über die Bodenfauna unter produktionsbiologischem Aspekt. Sitzungsber. Öst. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl., Abt. I, Band 175, Heft 7 u. 8, 219—235.

Kaczmarek, W. (1967): Methods of production estimation in various types of animal population. In: Petrusewicz, K.: Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems, Band II, 413—446, Polish Acad. Sci., Warschau—Krakau.

Klekowski, R. Z., T. Prus & H. Zyromska-Rudzka (1967): Elements of energy budget of Tribolium castaneum Hbst. in its developmental cycle. In: Petrusewicz, K.: Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems, Band II, 859—879, Polish Acad. Sci., Warschau—Krakau.

Klomp, H. & B. J. Teerink (1962): Host selection and number of eggs per oviposition in the egg-parasite Trichogramma embryophagum Htg. Nature, London, Band 195, 1020—1021.

Kozhantshikov, I. W. (1938): Physiological conditions of cold-hardiness in insects. Bull. ent. Res. Band 29, 253—262.

Krczal, H. (1959): Systematik und Ökologie der Pyemotiden. In Stammer, H. J.: Beiträge zur Systematik und Ökologie mitteleuropäischer Acarina, Band 1, Teil 2, 563—595 und 603—610 und 811, Geest & Portik, Leipzig.

Kühnelt, W. (1965): Grundriß der Ökologie. G. Fischer, Jena.

Mani, M. S. (1964): The ecology of Plant Galls. W. Junk, Den Haag.

McDonald, S. & A. W. A. Brown (1952): Cytochrome oxidase and cyanide sensitivity of the Larch Sawfly during metamorphosis. Rep. ent. Soc. Ont. Band 83, 30—34.

Mook, J. H. (1961): Observations on the oviposition behavoir of Polemon liparae Gir. (Hymenoptera, Braconidae). Archives Néerlandaises de Zoologie, Band 14/3, 423—430.

MOOK, J. H. (1967): Habitat selection by Lipara lucens Mg. (Diptera, Chloropidae) and its survival value. Archives Néerlandaises de Zoologie, Band 17/4, 469—549.

NOPP, H. (1965): Temperaturbezogene Regulation des Sauerstoffverbrauches und der Herzschlagrate bei einigen Landpulmonaten. Z. vergl. Physiol., Band 50, 641—659.

ODUM, E. P. (1963): Ökologie. Bayerischer Landwirtschaftsverlag GmbH., München—Basel—Wien.

PETRUSEWICZ, K. (1967): Concepts in studies on the secondary productivity of terrestrial ecosystems. In PETRUSEWICZ, K.: Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems, Band I, 17—50, Polish. Acad. Sci., Warschau—Krakau.

— (1967): Suggested list of more important concepts in productivity studies (definitions and symbols), l. c. 51—58.

REUTER, E. (1900): Übersicht über die bisherige Kenntnis der Ursache der Weißährigkeit an Wiesengräsern. Acta Soc. Faun. Fenn., Band 19, 77—83.

REYNVAAN, J. & W. M. DOCTERS VAN LEEUWEN (1906): Die Entwicklung der Galle von Lipara lucens. Recl. Trav. bot. néerl., Band 12, 235—261.

RUPPOLT, W. (1956): Über die cecidogene Diptere Lipara lucens Meigen (Chloropidae). Naturwiss. Band 43, 260.

— (1957): Zur Biologie der cecidogenen Diptere Lipara lucens Meigen (Chloropidae). Wiss. Z. Ernst Moritz Arndt-Univ. Greifswald, Mat.-Naturwiss. Reihe, Band 6, 280—292.

SCHAARSCHMIDT, L. (1959): Systematik und Ökologie der Tarsonemiden. In STAMMER, H. J.: Beiträge zur Systematik und Ökologie mitteleuropäischer Acarina, Band I, Teil 2, Abschnitt 5, 713—823.

SCHMIEDEKNECHT, O. (1930): Die Hymenopteren Mitteleuropas. G. Fischer Jena.

SCHOLANDER, P. F., C. L. CLAFF, J. R. ANDREWS & D. F. WALLACH (1952): Microvolumetric respirometry. J. gen. Physiol., Band 35, 379—395.

SCHUBERT, P. (1961/62): Beiträge zur Kenntnis der Arthropodenfauna des Schilfgürtels am Neusiedler See. Wiss. Arb. Burgld., Band 29, 68—76.

THEOWALD, BR. (1961): Diptera uit de sigaargal van het riet (Phragmites comm. Trin.). Entomol. Berichten, Deel, Band 21, 1. 6. 1961.

TÓTH, L. (1960): Phytozönologische Untersuchungen über die Röhrichte des Balaton Sees. Annal. Biol. Tihany, Band 27, 209—242.

TÓTH, L. & E. SZABÓ (1961): Zönologische Untersuchungen in den Röhrichten des Neusiedler Sees (Fertö-Tó). Annal. Biol. Tihany, Band 28, 151—168.

VARLEY, G. C. (1947): The natural control of population balance in the Knapweed gall-fly (Utrophora jaceana). J. anim. Ecol., Band 16, 139 bis 187.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

WAGNER, W. (1907): Über die Galle der Lipara lucens Meig. Verh. Ver. naturw. Unterh. Hamb., Band 13, 120—135.

WANDOLLECK, B. (1898): Die Fühler der cyclorrhaphen Dipterenlarven. Zool. Anz., Band 21, 283—294.

WEBER, H. (1933): Lehrbuch der Entomologie. G. Fischer, Jena.

WIESSMANN, H. (1937): Die Orientierung der Kirschfliege Rhagoletis cerasi L. bei der Eiablage. Landw. Jb. Schweiz, Band 51, 1080—1109.

WINTER, W. (1864/65): The Life history of Lipara lucens, a dipteron new to Britain. Entomologist, Band 2, 172—174.